BIOLOGIE ET COMPORTEMENT, EN A. O. F., DE *ZONOCERUS VARIEGATUS* L. *(ORTH. ACRIDIDAE)*, AVEC ESSAIS DE COMPARAISON ENTRE ACRIDIENS GRANDS ET PETITS MIGRATEURS.

PAR

MAURICE VUILLAUME

SOMMAIRE

Page

I. Introduction 122
A. — Généralités 122
B. — Différences fondamentales entre grands et petits migrateurs... 122
C. — Caractères communs aux deux groupes et termes de passage.. 124
D. — Problèmes qui restent à résoudre, au moins partiellement, chez les grands migrateurs 125
E. — Travaux sur les Acridiens petits migrateurs 126

II. Biologie sommaire 127

III. Géotaxies 134
A. — Généralités 134
B. — Observations sur les mouvements verticaux de divers Acridiens. 136
C. — Observations sur les mouvements verticaux journaliers des larves et adultes de *Zonocerus* 138
D. — Étude des différents facteurs qui influent sur la géotaxie 147
E. — Déplacements sur un plan incliné 150
F. — Déplacements sur différentes spirales 150
G. — Résumé et conclusions 152

IV. Interattraction 154
A. — Observations de différents auteurs sur les groupements de *Zonocerus* 154
B. — Observations personnelles dans la nature 154
C. — Définition de l'interattraction 156
D. — Différents facteurs stimulants l'interattraction 156
E. — Observations sur la formation des groupements chez divers Acridiens 157
F. — Mise en évidence de l'interattraction chez *Zonocerus* 158
G. — Facteurs susceptibles d'intervenir dans l'interattraction 164
H. — Résumé 165

V. Migrations.
A. — Généralités 166
B. — Étude des migrations du *Zonocerus* 167
C. — Etude des facteurs qui commandent ces déplacements 172
D. — Résumé et conclusions 189

VI. Effet de groupe 191

VII. Conclusion générale 193

Bibliographie 195

REVUE DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE
ET D'ENTOMOLOGIE AGRICOLE DE FRANCE
T. XXXIII - N° 3 - JUILLET-SEPTEMBRE 1954

I. INTRODUCTION

A. — Généralités :

Ce travail tente de comparer certains traits de la biologie et du comportement des Acridiens migrateurs purs, présentant une phase grégaire et une phase solitaire, effectuant en bandes d'importance souvent catastrophique, à l'état larvaire d'abord, à l'état adulte ensuite, des migrations parfois considérables, et des Acridiens dits « petits migrateurs », considérés quelquefois comme grégaires (à l'état larvaire du moins) et effectuant des micromigrations.

Les criquets grands migrateurs, très étudiés jusqu'à présent (1), nous fourniront un terme de comparaison précis. Nous avons pris comme exemple d'Acridien petit migrateur, le « Criquet puant » ou *Zonocerus variegatus* L., de la famille des *Pyrgomorphinae*.

L'étude des Acridiens grands migrateurs n'est pas toujours des plus faciles; il suffit de constater combien l'avis des différents observateurs est souvent partagé pour se rendre compte que toutes les questions ayant trait à leur comportement ne sont pas connues d'une façon très précise.

Assez peu nombreux sont les auteurs qui ont essayé de comparer ces Acridiens grands migrateurs aux Acridiens petits migrateurs, se servant de l'étude du comportement de ces derniers pour comprendre celui des premiers. Les études faites sur chacun de ces groupes montrent qu'il existe entre eux des traits communs, et nombreux sont les acridiologistes qui, ayant remarqué l'intérêt de cette comparaison, ont demandé que l'étude des Acridiens petits migrateurs soit plus approfondie.

B. — Différences fondamentales entre grands et petits migrateurs :

La définition des Acridiens « grands migrateurs » et celle des « petits migrateurs » données par Chopard, mettent en évidence les différences essentielles qui permettent de diviser les deux groupes.

Définition I. « Les Acridiens petits migrateurs sont des sauterelles qui se multiplient abondamment certaines années, sans arriver toutefois à ces vols impressionnants qui constituent les grandes migrations.

(1) Un travail récent de G. Remaudière (1954) donne une bibliographie récente relative à ce sujet.

Certaines de ces sauterelles se rassemblent en quantités énormes, effectuant des déplacements localisés et elles nous offrent tous les termes de passage avec les migrateurs les mieux caractérisés. »

Définition II. « Avec les Acridiens grands migrateurs, nous arrivons au type le plus parfait d'insectes migrateurs qui diffèrent des autres en ce que les individus migrants peuvent se reconnaître morphologiquement des individus sédentaires. »

Examinons séparément chacun des points de ces définitions :

1° GROUPEMENT. Ce qui frappe le plus en les observant simultanément, ce sont les différences de leur comportement en groupe, les uns formant des bandes impressionnantes quant à leur étendue et leur densité, les autres se groupant, vraisemblablement sous l'action des mêmes stimulis, se déplaçant tantôt à la manière des Acridiens grands migrateurs, tantôt presque indépendamment les uns des autres, observant toutefois dans tous les cas une constance de la direction des migrations et une tendance à se regrouper à certains moments de la journée, le soir en particulier.

2° PHASES. Il existe également une différence fondamentale quant aux variations intra-spécifiques des deux groupes :

Les Acridiens grands migrateurs sont caractérisés par l'existence de phases (UVAROV, 1920) (grégaires, solitaires, et tous les termes de passage entre ces deux extrêmes) se traduisant par l'apparition de différences morphologiques et pigmentaires nettes, phénomène qui n'existe que rarement, et à l'état d'ébauche, chez les Acridiens petits migrateurs.

3° AIRES GRÉGARIGÈNES. Chez les grands migrateurs « la migration est toujours précédée d'une pullulation anormale, semblant résulter de conditions atmosphériques spéciales; les insectes ainsi rassemblés forment des bandes primaires qui ont tendance à fusionner et ils montrent deux caractères principaux : l'instinct d'agrégation et l'instinct d'imitation ».

Cette pullulation anormale se fait toujours dans des aires dites « grégarigènes » qui ont une répartition généralement bien définie dans la zone envahie par ces Acridiens.

Les Acridiens petits migrateurs, au contraire, se développent et sont susceptibles de former des bandes dans des zones géographiquement mal définies bien que le microclimat de ces zones soit souvent comparable.

PASQUIER a cependant remarqué l'existence de multiples petites aires grégarigènes en Algérie, chez *Dociostaurus maroccanus*; certaines n'ayant que quelques mètres carrés ne sont pas suffisantes à donner des bandes, mêmes primaires, très importantes.

En étudiant la biologie du *Zonocerus*, nous avons remarqué que, si peu nombreux soient-ils, *les individus se groupent toujours et émigrent*

quelle que soit l'importance de la bande. Il n'y a pas d'aires grégarigènes connues, pas plus qu'elles n'existent pour *Calliptamus*.

4° Migrations. Les déplacements par vols des petits migrateurs sont toujours courts, ceux-ci étant en général de mauvais voiliers. Le *Zonocerus* en particulier ne se déplace que très rarement en volant, et ses vols sont limités à quelques dizaines de mètres. Seuls donc les déplacements au sol des bandes (larvaires surtout) sont intéressants à considérer. Nous verrons ultérieurement que le comportement de ces bandes présente des analogies avec le déplacement des bandes au sol des Acridiens grands migrateurs. Leur étude, à peine ébauchée chez les petits migrateurs, devrait permettre d'élucider, en partie au moins, les problèmes fondamentaux que l'on rencontre chez les grands migrateurs. Elle est en général plus facile, car ces insectes sont moins actifs et leurs déplacements peuvent souvent être suivis d'une manière continue.

5° Activité générale. Il existe également des différences très importantes dans l'activité générale des espèces, mais elles sont plus interspécifiques qu'intergroupes et ne permettent pas de séparer les grands des petits migrateurs.

C. — Caractères communs aux deux groupes et termes de passage :

Malgré ces différences importantes, il existe des traits communs, surtout dans le comportement de chacun des groupes.

La tendance à se grouper est aussi marquée chez les uns et les autres.

L'imitation qui, avec l'interattraction conduisent les larves et adultes à se déplacer en groupe, et à maintenir la cohésion des bandes, se manifeste chez les petits et grands migrateurs à un degré identique.

La tendance à se percher le soir sur la végétation ou sur les supports dominants est observée également dans les deux groupes.

La constance dans la direction, vraisemblablement sous l'action des mêmes stimulis, caractérise les déplacements de chacun d'eux.

Uvarov note toutefois que la différence entre « locusts » et « grasshoppers » n'est pas aussi nette qu'elle apparaît *a priori*. Même les manifestations d'un *grégarisme au moins partiel*, dit-il, sous des conditions spéciales, peuvent être observées chez des espèces typiquement solitaires. Il remarque que certaines espèces (*Calliptamus italicus* et *Melanoplus atlanis*), qui normalement vivent isolées, peuvent rester groupées, émigrer en essaims assez denses et, par conséquent, peuvent servir de termes de transition entre les deux groupes.

Rubtzov (1935) montre une évolution à partir des sauterelles « non swarming » et « non gregarious » à des sauterelles typiquement grégaires. Il note la présence de vols en essaim d'*Aeropus sibiricus* et surtout de *Chorthippus albomarginatus*. Dans la première espèce, aucune différence ne caractérise les insectes isolés ou les insectes de

l'essaim, tandis que dans la seconde, on constate de légères différences pigmentaires et morphométriques.

CHOPARD (1935) montre également les possibilités de trouver de telles variations chez des Tettigonides.

MATHÉE a observé le même phénomène chez des papillons (*Laphygma exempta* et *Sphodoptera abyssinia*).

D. — Problèmes qui restent à résoudre au moins partiellement, chez les grands migrateurs :

1° GÉOTAXIES. Bien des auteurs ont essayé d'expliquer les mouvements verticaux des larves ou adultes de sauterelles sur différents perchoirs à la fin et au début de la période d'activité quotidienne.

Le phénomène n'en reste pas moins un peu mystérieux. La température a souvent été mise en cause, parfois à juste titre, parfois d'une façon trop exclusive. Nous verrons dans l'étude de ces taxies que les *Zonocerus*, comme les grands migrateurs et comme *Dociostaurus* et *Calliptamus*, peuvent aussi effectuer les mêmes mouvements verticaux et nous tâcherons de voir dans quelles conditions ils disparaissent.

2° INTERATTRACTION. Chez ces Acridiens grands et petits migrateurs, il reste à mettre en évidence, de façon expérimentale, l'interattraction plus ou moins admise par de nombreux auteurs (CHAUVIN, 1947).

3° MIGRATIONS. Le problème des migrations subsiste et actuellement il est encore impossible de les prédire et de les enrayer *de façon tout à fait certaine*.

Combien d'hypothèses relatives à l'action de différents facteurs climatiques, du relief, de la lumière (en particulier du soleil) restent encore à préciser?

Ayant remarqué, comme d'autres auteurs, la constance de la direction sous l'action de différents facteurs dont les rôles respectifs sont mal définis, et les résultats contradictoires (vent, pesanteur, lumière, proximité des cultures) CHOPARD écrit en 1942 : « Malgré tous leurs points communs, les migrations d'insectes présentent au point de vue du déterminisme, d'importantes différences, et seule une étude approfondie de chaque cas particulier pourra permettre d'élucider les problèmes posés par cette intéressante question biologique. »

4° EFFET DE GROUPE. PHASES. Les différences morphologiques qui existent entre les individus d'une même espèce, caractérisant les phases, sont d'une grande importance biologique.

Leur étude est loin d'être terminée. Nous avons vu qu'il était difficile de tracer une ligne séparant les Acridiens chez lesquels le groupement avait ou non des répercussions nettes sur le développement et sur la morphologie des insectes.

A quoi est dû ce groupement et quel est le rôle des modifications enregistrées? Le travail de KEY (1950) montre la complexité du phéno-

mène, surtout en ce qui concerne les rapports des phases et des migrations. Bien qu'il n'existe aucune différence apparente chez *Zonocerus groupé ou isolé, à part une différence de poids*, la croissance de celui-ci est pourtant très influencée par l'isolement ou le groupement (Vuillaume).

5° Activité générale. Un problème aussi important que celui de l'activité générale et des facteurs dont elle dépend, a été étudié d'une façon assez approfondie ces dernières années. Il existe suffisamment de différences entre les diverses espèces pour que chacune d'elles soit étudiée en particulier. Comme le grégarisme et l'interattraction, elle contribue grandement à la formation et au départ des essaims. Dans les essais de lutte par avion, l'étude de Gunn et coll. sur *Schistocerca gregaria* montre combien il est indispensable de prévoir avec une très grande précision, l'heure exacte de la prise de vol d'une bande, celle-ci étant alors vulnérable au maximum aux insecticides.

E. — Travaux sur les Acridiens petits migrateurs :

Nombreux sont les acridiologistes depuis Uvarov qui ont montré l'intérêt de leur étude. Chopard écrivait en 1942 : « Toutes ces observations sur les petites migrations n'ont peut-être pas très grand intérêt, prises isolément, mais elles apportent, par leur ensemble, une importante contribution à l'étude de l'origine des grandes migrations. »

Les travaux sur *Calliptamus italicus* sont très incomplets ou très anciens. *Calliptamus* devient actif quand la température atteint 15°; l'activité cesse le soir à 26°. Il commence à émigrer vers 30°. Les mouvements verticaux des sauterelles sur les plantes sont sous la dépendance stricte de la température (Kiritchenko, 1926).

Les travaux récents (1951) d'Uvarov, Chapman, Waloff et Waterson sur *Dociostaurus maroccanus* nous montrent les traits communs qui existent entre cette espèce et les Acridiens grands migrateurs; nous venons d'en évoquer quelques-uns au cours de cette introduction, nous y reviendrons dans les chapitres qui suivent.

En entreprenant l'étude du *Zonocerus variegatus*, qui avec *Z. elegans* a été placé au même rang que *Calliptamus* et *Dociostaurus* dans le groupe des Acridiens petits migrateurs, compte tenu de leur comportement, nous avons pensé apporter quelques faits nouveaux qui permettront peut-être d'éclaircir, partiellement au moins, certains problèmes existant encore en acridiologie. Nous avons affaire ici à un insecte facile à manipuler, pouvant l'être presque à volonté sans modifications de son comportement.

Après avoir étudié la biologie du *Zonocerus*, nous avons étudié son comportement au laboratoire (tropismes, activité), son comportement sur le terrain (géotaxie, interattraction, migrations), puis les

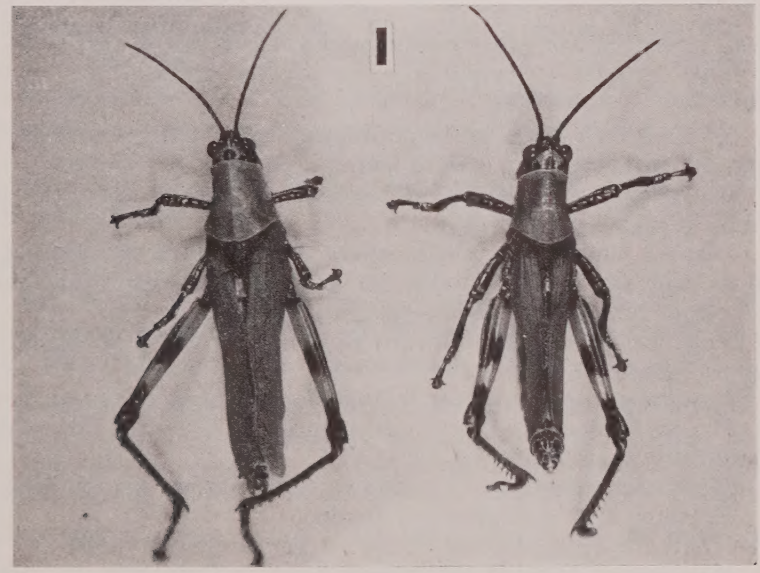
répercussions du groupement sur la physiologie de l'insecte. Autant qu'il nous a été possible, nous l'avons comparé aux principaux Acridiens. Nous ne présenterons que les études faites sur le terrain.

II. BIOLOGIE

Place systématique et description :

Le *Zonocerus* est un Orthoptère de la sous-famille des *Pyrgomorphinae* caractérisé par un prosternum avec tubercule et au bord antérieur relevé, une tête conique, des fovéoles temporales contiguës entourant le vertex en avant, les joues avec une ligne granuleuse derrière les yeux, les tarses ont un arolium (CHOPARD).

L'espèce *variegatus* est très facile à reconnaître par ses couleurs vives et très jolies, vert jaunâtre au pronotum, vert foncé aux élytres,



(Photo VERGE).

PHOTO 1.

Adultes de *Zonocerus variegatus* L. Face dorsale.

A gauche : femelle, type « grandes ailes » (plus de 30 mm).

A droite : mâle, type « petites ailes » (moins de 25 mm).

(Nous trouvons les deux types « Grandes ailes » et « Petites ailes » dans les deux sexes, aussi nous n'avons pas jugé utile de présenter deux mâles et deux femelles des deux types, la même différence de longueur élytrale se répétant exactement de la même manière.)

jaune avec bandes brunes à l'abdomen; les segments ont des taches rouge vif. Pattes bariolées de jaune, de noir et de rouge.

Les femelles mesurent de 40 à 50 mm; les mâles sont légèrement plus petits.

On distingue le *Zonocerus variegatus* du *Zonocerus elegans* par les caractéristiques suivantes :

a) Tête à coloration foncière claire, maculée de noir. Antennes noires avec l'extrémité et 1 ou 2 anneaux clairs. Abdomen clair en majeure partie, la base des segments tachée de noir, parfois bordée de noir en entier mais irrégulièrement.

... *Z. variegatus L.* (photo 1)

b) Tête noire, variée de clair. Antennes offrant plusieurs anneaux clairs. Abdomen clair, annelé de noir, la base des segments étant régulièrement bordée de noir; souvent brachyptère

... *Z. elegans L.* (Risbec, 1950).

Les larves, jaunes et noires, ont une coloration peu variable avec les stades.

Répartition géographique :

Le *Zonocerus* est très répandu dans toute l'A.O.F. et cause des dégâts importants partout où il vit.

Golding le signale dans toutes les provinces du sud du Nigeria et dans la région du lac Tchad.

D'après Chevalier, cette espèce se rencontre du Sénégal au sud du golfe de Guinée, (Gambie, Soudan français, territoire du Tchad). On le trouve même au Congo belge jusqu'au Kenya.

Peacock l'avait signalé avant Golding, en 1914, en Nigeria, sur Maïs et Ignames.

Lamborn note sa présence en 1915 dans la même région sur Coton.

Mayne le signale en 1915 également sur Hévéas au Congo belge avec *Z. elegans*, et en 1918 sur Cacaoyer.

Mallamaire le trouve en 1935 en Côte-d'Ivoire sur Caféiers.

Félix en 1935 en Guinée sur Manioc.

Harris le rencontre sur Coton au Tanganyika en 1936.

Mancion et Alibert en 1936 au Togo sur Caféiers.

Il est signalé à Hahn-Dakar et d'après Mallamaire, on le trouverait au nord jusqu'à Tombouctou.

D'après ces données, nous voyons que le *Zonocerus* est assez cosmopolite, vivant aussi bien dans des endroits à climat chaud et sec que dans les lieux à degrés hygrométriques élevés.

Dans les régions forestières, comme la basse Côte-d'Ivoire, jamais nous ne l'avons rencontré en forêt. Il ne se trouve que dans des endroits débroussés (plantations diverses). Il gagne une plantation nouvellement créée en s'infiltrant le long des voies d'accès allant à cette plantation.

Quelques migrants peuvent pénétrer en forêt par une telle voie, on les trouve alors sur les plantes basses des bordures du chemin. Le trajet parcouru par de tels migrants à l'état larvaire et adulte serait alors plus important que celui parcouru en terrain débroussé. Le déplacement de ces larves est réduit strictement au chemin. Dans les régions de savane, il est beaucoup plus répandu et on le trouve non seulement dans les plantations mais partout où il peut éclore.

Ces observations permettraient de penser que nous avons affaire à un insecte originaire de la savane et non de la forêt.

Travaux antérieurs sur le *Zonocerus* :

Nous trouvons très peu de publications concernant *Zonocerus*. Celui-ci est signalé comme parasite de diverses cultures (voir répartition géographique). Ces auteurs donnent des moyens de lutte préconisés à l'époque de la publication.

C'est seulement en 1940 que GOLDING publie un travail donnant quelques précisions sur le cycle de cet Acridien en Nigeria. Il donne un aperçu de la répartition géographique, cite quelques plantes hôtes, signale la présence de migrations en en donnant quelques détails non vérifiés. Parlant du cycle de développement, il insiste sur les conditions nécessaires au développement des œufs et à leur éclosion.

VILARDEBO effectue un travail identique en Guinée en 1948; sa note traite également d'essais d'insecticides de synthèse dans la lutte contre ce fléau.

Lieu d'étude :

Toutes nos observations dans la nature ont été faites en basse Côte-d'Ivoire, dans des plantations de peu d'étendue, au milieu d'une forêt dense. Le pays a les caractéristiques suivantes :

a) CLIMAT. Nous avons affaire à un climat équatorial, Adiopodoumé se situant à 5° de latitude nord, au bord de la lagune Ebrié, à 20 km à l'ouest d'Abidjan. Le climat est caractérisé par la présence de deux saisons sèches et de deux saisons des pluies bien distinctes :

Grande saison sèche	Décembre, janvier, février, mars, avril.
Petite —	Août, septembre.
Grande saison des pluies....	Mai, juin, juillet.
Petite — ...	Octobre novembre.

Le degré hygrométrique, presque constant et toujours élevé, se situe au-dessus de 80 % d'humidité. La température est également soumise à de faibles variations diurnes et saisonnières, elle se situe entre 22 et 34°.

b) VÉGÉTATION. Nous trouvons quelques plantations de Caféiers, de Bananiers, d'Ananas, Palmiers, Ignames, Manioc, au milieu d'une

vaste forêt. Le *Zonocerus*, dans cette zone, se rencontre essentiellement dans les endroits déforestés.

c) Relief. Nous sommes sur une pénéplaine sans relief important. Quelques vallées de fleuves et de rivières rompent la monotonie de cette vaste plaine.

Dégâts.

Zonocerus est connu dans toute l'A.O.F. pour les dégâts qu'il cause dans les plantations. Les insectes vivant très groupés, surtout à l'état larvaire, les dégâts sont toujours très importants à l'endroit du groupement. Les bandes progressent peu à peu, effectuant des petites migrations au trajet facilement reconnaissable par l'état de la végétation après leur passage. Les sauterelles s'attaquent surtout au système foliaire s'il s'agit d'arbustes, mais peuvent causer des dégâts importants aux tiges non ou peu ligneuses.

Les ravages sont catastrophiques dans de jeunes plantations, car les jeunes végétaux ont besoin de toute leur vigueur pour résister aux rigueurs de la saison sèche : le maximum des dégâts correspond au maximum de la population de *Zonocerus* qui s'observe en novembre et décembre, moment précis où cessent les pluies et où la température s'élève d'une façon sensible, provoquant une sécheresse croissante du sol. Les jeunes larves, sitôt écloses, montent sur les végétaux immédiatement supérieurs et vont s'y nourrir pendant un mois environ sans se déplacer sensiblement. On reconnaît les dégâts des jeunes larves à ce que les feuilles sont rarement perforées : seuls les épidermes sont mangés, le reste des feuilles est alors semblable à une dentelle très fine, la forme de la feuille étant gardée intacte avec toutes les nervures. Nous verrons dans le chapitre des migrations que les déplacements des jeunes larves sont toujours réduits (moins de quelques dizaines de mètres). Cette distance peut être plus importante si l'éclosion a lieu en terrain dénudé récemment.

Les larves grossissant, les feuilles sont alors mangées sur toute leur épaisseur, seules peuvent être préservées les plus grosses nervures et ceci suivant le végétal et suivant l'abondance de la nourriture.

Dans un élevage, par exemple, il est très facile de faire manger totalement une feuille de Ricin en ne donnant une autre nourriture que lorsqu'elle a disparu.

Les larves grossissant encore peuvent s'attaquer aux écorces des arbres et des arbustes et provoquer de nombreuses plaies servant d'entrée à des champignons. Si les tiges sont jeunes ou tendres (Manioc, Ricin, Maïs) la destruction du végétal peut être totale (photos n°s 2 et 3).

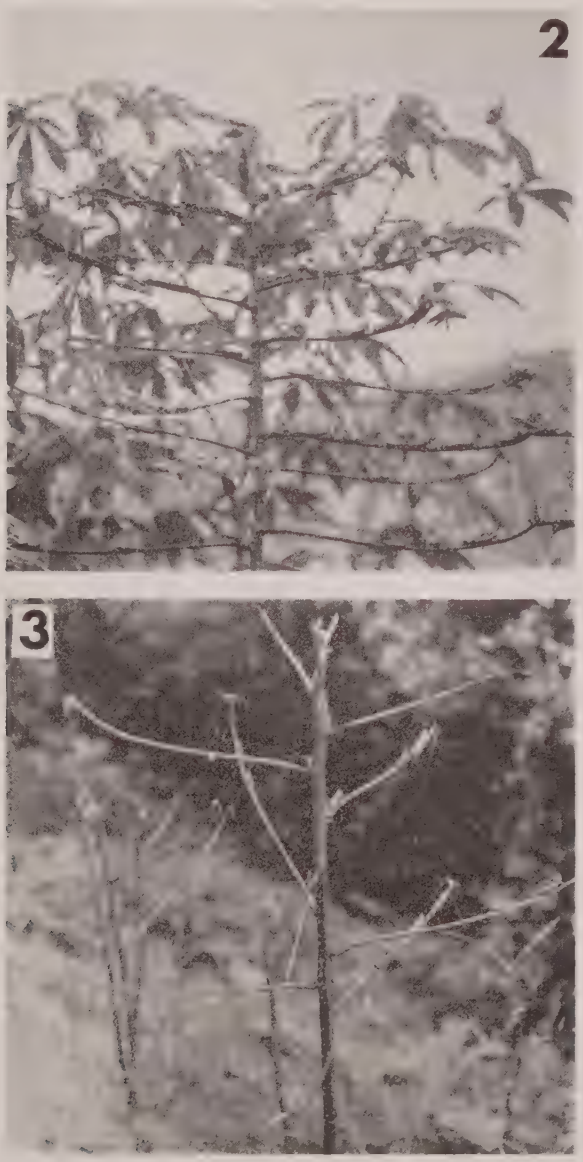


PHOTO 2.
Arrivée de *Zonocerus* sur un plant de Manioc.

PHOTO 3.
Dégâts causés à un plant de Manioc par des *Zonocerus*.

Cycle de développement :

Le *Zonocerus* est caractérisé par un cycle de développement très long : celui-ci dure un an. Il est toutefois possible de trouver tous les stades à n'importe quel moment de l'année dans une zone restreinte, par chevauchement de lignées différentes.

En basse Côte-d'Ivoire, les éclosions ont principalement lieu en septembre, octobre et novembre. La vie larvaire dure trois mois et demi. Les adultes sont sexuellement mûrs quinze jours après la dernière mue. C'est alors qu'ont lieu les accouplements et les pontes; elles sont enfouies dans le sol en février, mars et avril, en de véritables pondoirs, à raison de 2 à 5 par femelle, de chacune 30 à 120 œufs. On peut trouver des pontes isolées, mais elles sont généralement groupées et on a pu en compter plus de 100 au mètre carré, à l'ombre d'arbustes ou de buissons.

Le stade œuf dure de six à sept mois. Il est caractérisé par une diapause, avant la première division du noyau, qui dure environ trois mois et demi. Nous avons réussi à réduire la durée de ce stade œuf à cinq mois en maintenant les pontes nuit et jour à la température de 32°.

Dans de telles conditions, le développement est moins long parce qu'il n'est pas interrompu au cours de la nuit, tandis que dans la nature il n'a lieu que pendant les douze heures les plus chaudes du jour.

Le nombre de stades larvaires est généralement de 6, des individus pouvant présenter une mue en plus ou une en moins, la différence se plaçant toujours avant l'apparition des ébauches alaires.

La ponte a lieu en général à l'ombre. Les œufs résistent à de grandes variations de teneur en eau libre du sol aussi bien qu'au froid et à de fortes températures (Vuillaume M.) (1).

Élevage :

Comme pour de nombreux Acridiens, l'élevage est facile. Nous avons élevé *Zonocerus* avec autant de succès dans des cages de 2 m × 2 m que dans des bocaux d'un litre. Une étude de l'effet de groupe (Vuillaume M.) nous a montré qu'il suffisait de ne pas dépasser une certaine densité de population pour obtenir des élevages prospères.

Nous nourrissions nos larves et adultes avec différentes plantes : Ricin, Manioc, *Ageratum*, *Alcornea*, Caféier, et ajoutions de la farine ou du son. En France nous les nourrissions de salade et Ricin.

Nous avons essayé d'élever des larves leur vie entière sur une seule plante. Le Ricin, le Manioc, l'*Ageratum* suffisent au développement larvaire tandis que le Caféier ne peut suffire à aucun des stades. Les conditions de température et d'hygrométrie étaient, en Afrique, celles du laboratoire. En France, les larves se développent normalement à 32°.

Comportement au laboratoire (Résumé) :

TROPISMES-PREFERENDA. L'étude du comportement au laboratoire nous a révélé un thermopreferendum net situé, pour tous les stades, entre 36° et 40°, tandis que les *Zonocerus* semblent insensibles au degré hygrométrique.

Dans un faisceau de lumière de rayons de longueurs d'onde différentes, ils se dirigent de préférence vers les sources jaunes et orangées et aussi vers le jaune vert. Sur un panneau recouvert de différentes couleurs et de différents gris, ils paraissent se masser surtout sur le jaune et l'orangé quel que soit l'albedo. Une certaine vision des couleurs semble donc probable (VUILLAUME M.) (2).

Les *Zonocerus*, quoique très polyphages, préfèrent nettement certaines plantes comme l'*Ageratum* et le Ricin, mais ces préférences deviennent un peu moins strictes quand les larves avancent en âge.

Au cours d'expériences mettant en compétition une série de plantes, on remarque que le jeûne réduit, assez paradoxalement, l'importance des déplacements, dans les conditions du laboratoire: le comportement explorateur est réduit et la première plante à peu près satisfaisante est attaquée, sans que l'insecte ne se préoccupe des autres.

Quelle que soit la nourriture mangée antérieurement, même pendant une longue période, les préférences restent à peu près les mêmes quand plusieurs plantes peuvent être choisies à la fin de cette période. Ce n'est pas la teneur en eau des plantes qui détermine ces préférences mais probablement la constitution chimique de celles-ci (chimiotropisme gustatif) (VUILLAUME M.) (3).

RYTHME D'ACTIVITÉ. Les observations faites à l'actographe ou dans la nature n'ont que très peu de rapports entre elles : à l'actographe, adultes et larves présentent un rythme d'activité à forte prédominance diurne (*fig.* 1) tandis que, dans la nature, les larves ont une activité faible, restant souvent immobiles.

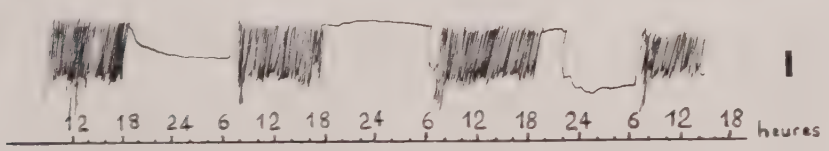


FIG. 1 : Rythme d'activité normale (à l'actographe).

Cette activité cesse aux environs du thermopreferendum, elle reprend le matin à une température inférieure à celle à laquelle elle a cessé le soir. Un refroidissement brutal et soudain fait cesser l'activité qui reprendra à une température plus basse encore que celle du matin. A la suite d'une température excessive, l'activité cesse à une température plus élevée.

Le rythme est également sous la dépendance de la lumière : une inversion provoque un trouble considérable de l'activité normale.

Ce sont là de nombreux points par lesquels le *Zonocerus* se rapproche considérablement des Acridiens grands migrateurs (Vuillaume M.) (4).

III. GÉOTAXIES (1)

A. Généralités :

1° Introduction. « Le géotropisme sous ses deux formes positive et négative est très répandu chez les insectes » (Chauvin). Le phénomène a été signalé maintes fois, assez peu d'expérimentateurs ont essayé de l'étudier.

Precht (1943) plaçant un *Carausius* sur un plan incliné le voit monter, même après décérébration, après suppression de l'abdomen, après compensation du poids de l'insecte par une traction exercée vers le haut. Si on présente un objet vertical au-dessus de ce plan au *Carausius*, immédiatement celui-ci s'y accroche et poursuit son ascension.

2° Définition. Precht semble disposé à réserver le nom de *géotropisme sensu stricto* à la tendance à monter sur les objets, indépendamment de la pesanteur. « Le géotropisme serait une réaction automatique, à l'excitation des antennes et des tarses antérieurs, qui déclenche le mouvement de montée. »

Chez certains Orthoptères, les Acridiens migrateurs en particulier, le géotropisme négatif, plus ou moins contesté par certains auteurs, est quelque chose de réel si nous en croyons les résultats expérimentaux que nous avons obtenus avec le *Zonocerus*. Celui-ci peut bien souvent être inhibé ou masqué par un tropisme plus puissant (phototropisme) ou par une véritable fuite devant des conditions de milieu excessives (température) ou bien encore par la recherche de nourriture à n'importe quel moment de sa vie. De plus, les sujets sont loin de posséder toujours le même type de réactions au cours des différentes phases de leur vie. Ainsi la jeune chenille d'*Euproctis chrysorrhea* est photopositive avant son premier repas et photonégative ensuite (Loeb, 1913). Les sexués de Fourmis, des Termites, photopositifs avant l'accouplement, deviennent photonégatifs ensuite. Les Dermestides manifestent une phototaxie négative avant la ponte, et positive ensuite (Woodsedalek). Pendant leur phase d'inactivité, les Doryphores sont indifférents à la lumière (Grison). Les *Glossines* ne sont photopositives qu'au-dessus

(1) Nous emploierons souvent le mot géotropisme en parlant des géotaxies, soit qu'il se trouve compris dans des citations, soit qu'il s'agisse de mouvements verticaux dont l'origine est mal connue mais attribuée jusqu'à présent au géotropisme, sans réserve.

de 40°. D'ailleurs, la définition de la taxie comme phénomène obligatoire doit tenir compte qu'il ne s'agit souvent que d'une vérité statistique. Dans les espèces très photopositives comme le Criquet pèlerin, on peut rencontrer un certain pourcentage d'animaux indifférents ou même photonégatifs.

On peut se demander naïvement pourquoi les animaux géonégatifs ne se trouvent pas tous rassemblés au sommet des poteaux télégraphiques. Mais KALMUS a montré qu'un insecte géotropique négatif opère toujours une première réponse ascensionnelle quand on lui présente un bâton vertical: arrivés à l'extrémité, les ailés s'envolent mais les aptères, au bout de quelques minutes, paraissent inverser leur taxie et redescendent.

De même, les animaux géopositifs ne creusent pas indéfiniment mais s'arrêtent à une certaine profondeur: sans doute s'agit-il ici de tout autre chose qu'une géotaxie simple.

Restent enfin les *comportements appétitifs* sur lesquels GRASSE a mis l'accent comme l'activité de chasse dont parle RUSSELL: l'animal cherche indubitablement quelque chose puisque la présentation d'un objet bien déterminé met fin à l'activité exploratrice dont les particularités sont si nettes. Nous voyons donc que les tropismes, loin de constituer l'impulsion dont parle LOEB, sont en réalité extrêmement variables et sujets à régulation.

Même chez les insectes dont le psychisme est fort rudimentaire, comme les chenilles, HUNDERTMARK prouve qu'un objet vertical n'est pas forcément gravi, s'il ne porte un disque sombre au sommet (comme le panache des feuilles terminales de certaines plantes). Un insecte, comme le *Carausius*, d'un psychisme pourtant fort rudimentaire, s'accroche pour le repos diurne à un support vertical, mais il reconnaît la place, la taille et la forme de ce poteau au milieu de plusieurs autres (CHAUVIN).

Comment parler encore de géotropisme pur, quand l'objet à gravir est perçu à distance?

3° FACTEURS QUI INTERFÈRENT AVEC LE GÉOTROPISME. *La nourriture.* « Le géotropisme peut être inhibé par des tendances alimentaires. Le *Carausius* monté sur une tige verticale en redescend s'il ne trouve pas de nourriture au sommet. C'est la même chose pour les jeunes chenilles. »

Réactions de contact. « De plus si l'on présente à des insectes montant sur un plan incliné, une tige oblique vers le bas, certaines la parcourent, ce qui les fait redescendre, vont jusqu'à son extrémité, puis remontent sur le plan; ici c'est une réaction de contact qui a provisoirement inhibé le géotropisme » (CHAUVIN).

« Bien peu d'observations ont été faites sur le géotropisme chez les Orthoptères; celui-ci se trouve du reste très souvent masqué par des réactions plus nettes du phototropisme et surtout du thermotropisme.

Température. Le fait étudié par Kiritchenko (sauterelles qui montent sur les plantes ou descendent suivant la température) en est un exemple frappant. Une observation superficielle aurait pu amener à attribuer au géotropisme les déplacements verticaux des Criquets, alors qu'en réalité il semble bien évident que c'est le thermotropisme qui est en cause. « Par la suite on peut voir le géotropisme changer à nouveau de sens et redevenir négatif. Ainsi notre grande sauterelle verte *(Tettigonia viridissima)* commence son existence à terre, dans les gazons... mais dès qu'elle est adulte, c'est plutôt dans les arbustes et même assez hauts qu'on la trouve » (Chopard). A vrai dire, comme nous le verrons, il s'agit de phénomènes extrêmement complexes qu'il serait naïf de vouloir expliquer à l'aide d'un seul facteur simple, ou même d'un petit nombre de tels facteurs, et de même que la température, l'état physiologique de l'insecte influence la géotaxie (mue).

Il n'est pas douteux cependant que les Orthoptères montrent souvent des réactions en rapport avec le géotropisme. Chez l'*Anacridium aegyptium* cette réaction est, d'après Grassé, nettement géonégative... Ainsi toutes les larves vermiformes des Acridiens, des Tettigonides et des Gryllides, dont la ponte se fait en terre, montrent au moment de l'éclosion un géotropisme fortement négatif et on a cherché en général à expliquer par ce tropisme la montée des larves à la surface du sol. Des expériences effectuées par Husain et Bhatia sur le *Schistocerca gregaria* conduisent toutefois à des résultats fort différents, le sens de la pression dirigeant plus qu'un tropisme le sens de déplacement des larves naissantes.

B. Observations sur les mouvements verticaux des différents Acridiens.

1° Schéma général de ces mouvements. Il se trouve dans la citation suivante d'Uvarov; parlant de l'activité des bandes de sauterelles il relate les faits sans toutefois mettre en cause d'une façon certaine les géotaxies.

« Le régime quotidien du comportement des sauterelles durant les premiers jours de leur vie est très simple. Une grande partie de la journée est passée par les bandes primaires à se chauffer au soleil; la nuit les larves se glissent sous les pierres ou montent aux plantes, formant des grappes très denses... A la fin du premier stade et durant les stades suivants, le régime quotidien des bandes, dans des conditions atmosphériques normales, devient très régulier : la nuit est passée sur les plantes en bandes denses, les sauterelles sont alors dans un état de torpeur dû au froid. Le matin, sous l'influence des premiers rayons du soleil, les premiers mouvements des criquets apparaissent; les premiers à se mouvoir sont ceux qui sont sous l'action directe des rayons du soleil, et ils changent de position pour prendre la plus favorable. Ces mouvements doivent être de simples réflexes, et il est difficile de dire s'ils sont dus à la température ou à la lumière. Une élévation

ultérieure de température provoque l'alimentation et des déplacements, des plantes vers le sol, où ils forment des groupes compacts aux endroits les mieux éclairés et chauffés » (UVAROV).

2° MOUVEMENTS EN RAPPORT AVEC LA TEMPÉRATURE. L'ascension des plantes, après l'arrêt des bandes, serait, comme la descente, sous la dépendance de la température qui baisserait moins vite sur les plantes qu'au sol (NIKOLSKY, 1925; KIRITCHENKO, 1926).

3° MOUVEMENTS EN RAPPORT AVEC LA LUMIÈRE. D'autres observations de KIRITCHENKO ne sont pas en faveur de cette dernière hypothèse. Il remarque que la température au sol durant l'ascension des sauterelles est généralement la même que celle de l'air et même plus haute; il pense alors que la lumière (phototropisme) est le facteur responsable de ces mouvements : les Criquets montent pour capter les derniers rayons du soleil.

4° ACTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA LUMIÈRE. UVAROV ayant constaté cette action des facteurs extérieurs pensa que les conditions météorologiques devaient suffire à détruire la régularité de ce rythme. C'est ce que confirment les observations par temps froid ou lors du passage d'un nuage pendant une journée chaude.

5° NOURRITURE. Le fait que la faim n'est pas en jeu se déduit d'observations courantes. Les larves ou adultes quittent régulièrement leurs plantes hôtes pour aller sur un sol nu ou sur des plantes plus basses qu'elles ne mangent pas. Le phénomène est identique dans les migrations. Les larves ne s'arrêtent pas pour manger leur nourriture préférée, ou si elles s'arrêtent ce n'est que momentanément, tandis qu'une baisse de température fait cesser le mouvement, qu'il y ait de la nourriture ou non.

Occasionnellement les larves pourraient se nourrir avant de descendre (NIKOLSKY), alors qu'UVAROV n'a jamais observé ce fait. KIRITCHENKO fait des observations analogues sur *Calliptamus italicus* et apparemment aucune règle générale ne peut être établie, le temps de prise de nourriture dépendant surtout de la température et probablement de l'humidité.

6° ETAT DES SAUTERELLES. D'après NIKOLSKY, la température à laquelle les larves descendent de leurs perchoirs *(Locusta migratoria)* varie avec les stades. Elle passe de 14-15° au premier stade, à 15° au deuxième, 16° au troisième, 17° et plus pour le quatrième, et à 21-22° pour le cinquième stade.

Il est incontestable que *la température* importe, malgré les observations de KIRITCHENKO. Les observations de CHAUVIN sur des larves de *Dociostaurus* qui montent et descendent très rapidement au moment précis de l'inversion thermique sont en faveur de cette hypothèse. Mais quel rôle joue-t-elle exactement?

Les observations que nous avons faites sur *Zonocerus* seraient ne rapport avec celles de Kiritchenko. Le phénomène était très net. Dans un endroit ombragé, très tôt dans l'après-midi, au moment où les larves montent sur les sommets des tiges les plus grandes, la température est la *même que sur les sommets des tiges moyennes*, ainsi que l'intensité lumineuse. Dans ce cas, l'ascension des *Zonocerus* n'est donc due, ni au phototropisme, ni au thermotropisme; reste alors la géotaxie.

Les observations de Chauvin (1947) confirmant celles de La Baume (1918) montrent que *Dociostaurus* descend normalement les pentes alors que, le soir, il monte aux différents supports pour en redescendre chaque matin.

Que reste-t-il de la géotaxie dans l'ascension des plantes ou dans la descente des pentes? Le problème semble assez difficile à résoudre. S'agit-il du même phénomène? On en pourrait douter si on en croit Precht.

Observations récentes. Des observations plus récentes sur certaines ascensions quotidiennes signalent, dans des termes à peu près identiques, ce même phénomène pour différentes espèces d'Acridiens.

C'est le cas de *Schistocerca* (Gunn, 1948; Rainey et Waloff, 1951), de *Locusta migratoria* (Johnston) et de *Nomadacris septemfasciata* (Johnston).

Nous avons essayé d'étudier ce phénomène chez le *Zonocerus* à l'aide d'observations dans la nature, et en étudiant aussi l'ascension de supports artificiels.

C. — Observations sur les mouvements verticaux journaliers des larves et adultes de *Zonocerus*.

Comme la plupart des Acridiens migrateurs, les *Zonocerus* passent les nuits perchés sur les herbes les plus hautes des endroits où ils se trouvent, en groupes plus ou moins importants.

A partir de 16 heures, des rassemblements très importants se forment sur les graminées, sur un buisson dominant la végétation environnante, sur les brins d'*Ageratum* les plus hauts. Les rassemblements vont grossir une heure trente à deux heures durant, jusqu'à 17 h. 30-18 heures, heure à laquelle toute activité cesse.

Dans une surface d'*Ageratum* envahie de *Zonocerus*, nous pouvons faire des comptages précis, toutes les larves étant perchées sur les brins d'herbe surpassant le niveau moyen de la végétation. Dans un carré d'*Ageratum* de 50 cm de hauteur moyenne, on compte 9 brins de 70 et 80 cm. Tous les *Zonocerus* du carré y sont rassemblés à raison de 5 à 30 par brin.

Dans un autre carré d'un mètre et demi nous avons relevé les nombres de larves suivants sur les tiges les plus grandes (*fig.* 2).

A 16 heures, le 3 décembre 1951, les larves, au moment où nous avons commencé à les observer, étaient agitées et certaines étaient

déjà fixées sur les sommets des *Ageratum*. A ce moment, il pleuvait, le degré hygrométrique était le même à tous les niveaux (100 %). *Ce n'est donc pas sous l'action de l'hygrotropisme que les larves montaient.* Nous avons également pris la température de l'air à différents niveaux, elle était identique (29°). *Ce n'est pas non plus au thermotropisme que les larves répondaient.* Restait à mettre en évidence l'action possible de la géotaxie. Si les larves montaient sur les *Ageratum*, sous l'action d'une géotaxie négative, elles devaient continuer leur ascension si nous leur en donnions la possibilité. Nous avons alors placé des baguettes qui dépassaient le sommet des plus grandes tiges d'*Ageratum ;* immédiatement, les larves perchées au voisinage à moins de 30 cm sautèrent sur ces perchoirs.

Dès que les positions des larves ont été stabilisées, nous avons relevé les nombres suivants sur les sommets des bâtons (*fig.* 2).

Au-dessus du sommet des plus grands *Ageratum* :

I. 2 larves à 20 cm.
   3 — à 50 cm.
   1 — à 70 cm.

II. 2 — à 50 cm.

III. 8 à 30 cm.
   10 — à 30 cm (le bâton III se terminait par 3 rameaux).
   6 — à 30 cm.

Le lendemain matin ces larves occupaient la même position. Elles avaient donc passé la nuit sur les perchoirs.

Au milieu de ce carré d'*Ageratum* il se trouvait un poteau de 15 cm de diamètre. Les larves du voisinage immédiat y grimpaient jusqu'à une hauteur maximum de 2 m, puis redescendaient aussitôt pour se percher sur les grands *Ageratum* voisins. La *qualité du support* jouerait donc un rôle dans cette ascension et pourrait, le cas échéant, l'inhiber. Nous avons essayé de le démontrer par une série d'expériences que nous exposerons plus loin.

Les *Zonocerus* observés étaient aux troisième, quatrième et cinquième stades, et migraient.

D'autres observations nous donnent les résultats suivants dans des milieux plus ou moins différents.

Sur *Ageratum* de taille uniforme, nous trouvons sur les inflorescences voisines les unes des autres : 4, 3, 1, 2, 3, 2, 1, 1, 3, 2, 3, 2 larves. Ces nombres sont bien inférieurs à ceux de l'observation précédente. Ceci est dû au fait qu'ici la proportion d'*Ageratum* à longueur maximum était beaucoup plus grande (100 %) alors que, dans l'autre cas, moins de 20 % dépassaient le niveau moyen de la végétation et, par conséquent, portaient 4 à 6 fois plus de larves chacun. Dans le premier cas, il ne restait aucune larve sur les *Ageratum* moyens. Une observation faite dans un carré d'*Ageratum*, avec au milieu un bouquet de graminées

dominant les *Ageratum*, nous montre la répartition suivante : 9, 1, 2, 1, 3, 6, 5, 5, 4, 1, 1, sur les brins de graminées. Il reste 12 larves sur un brin d'*Ageratum* à 40 cm de hauteur. Ce sont les dernières qui seraient sans doute montées aussi, mais les brins de graminées se courbant sous le poids des larves ramènent celles-ci au niveau des douze restantes (*fig.* 3). Ne trouvant plus de perchoirs plus hauts, elles restent sur un brin d'*Ageratum* aussi grand.

Un troisième lieu intéressant à considérer était constitué par un massif d'*Ageratum* avec, à l'est, un massif de jeunes *Albizzia* dont le sommet en cloche atteignait 3 m, et à l'ouest, un arbuste *(Rauwolfia)*.

On ne trouve aucune larve entre 2 m 50 à 3 m ; 3 larves ont franchi le sommet pour sauter sur un fil électrique qui passe à 60 cm au-dessus. Dans le massif d'*Ageratum*, le niveau moyen des inflorescences est à 50 cm du sol. Nous trouvons quelques brins dépassant de 10 à 20 cm ce niveau moyen. C'est sur ces brins de 60 et 70 cm que se trouvent tous les *Zonocerus* du massif. Sur les sommets inférieurs il n'y a aucune larve.

Nous ne trouvons rien sur le *Rauwolfia* ni sur les *Ageratum* situés au-dessous, car le phototropisme positif exclut les larves de son ombre, les larves ne peuvent donc y monter (*fig.* 4). Un fait typique caractérisant une attraction par les objets est l'*absence de larve dans une ceinture d'un mètre autour du massif de légumineuses*. Nous avions également une ceinture de 30 à 40 cm sans *Zonocerus* autour des graminées de l'exemple précédent. Toutes les larves de cette zone sont passées sur le massif d'*Albizzia*. La largeur de la ceinture dépourvue de larve est proportionnelle à la hauteur du massif sur lequel elles se perchent. Sur les *Albizzia*, nous avons la répartition suivante :

8 sur un brin à 1 m 20 de hauteur ;
2, 6, 2, 3, 4, larves à 1 m 20 ;
4, 15, 21 larves à 1 m 70 ;
28, 22 larves à 1 m 80 ;
12, 20, 6 larves à 1 m 90 ;
16, 22, 2, 2, larves à 2 m 20 ;
18, 10, 2, 4, 10, 10, 10, 15, 12, 10, 6, 4 larves à 2 m 50.

Toutes ces larves proviennent de la ceinture large de 1 m. Celles qui sont fixées sur le pourtour, au niveau inférieur des *Albizzia* sont vraisemblablement celles qui venaient de plus loin ou qui sont montées les dernières. Elles se sont arrêtées là, au moment où cesse toute activité.

Le lendemain matin la presque totalité des larves est redescendue pour occuper à nouveau les *Ageratum*. Les quelques larves qui restent perchées sont prêtes à muer ou sont en train de muer. Elles ont alors une activité nulle et, ne se nourrissant pas, elles n'ont pas à descendre sur les *Ageratum* (plantes préférées aux *Albizzia*).

PLANCHE I

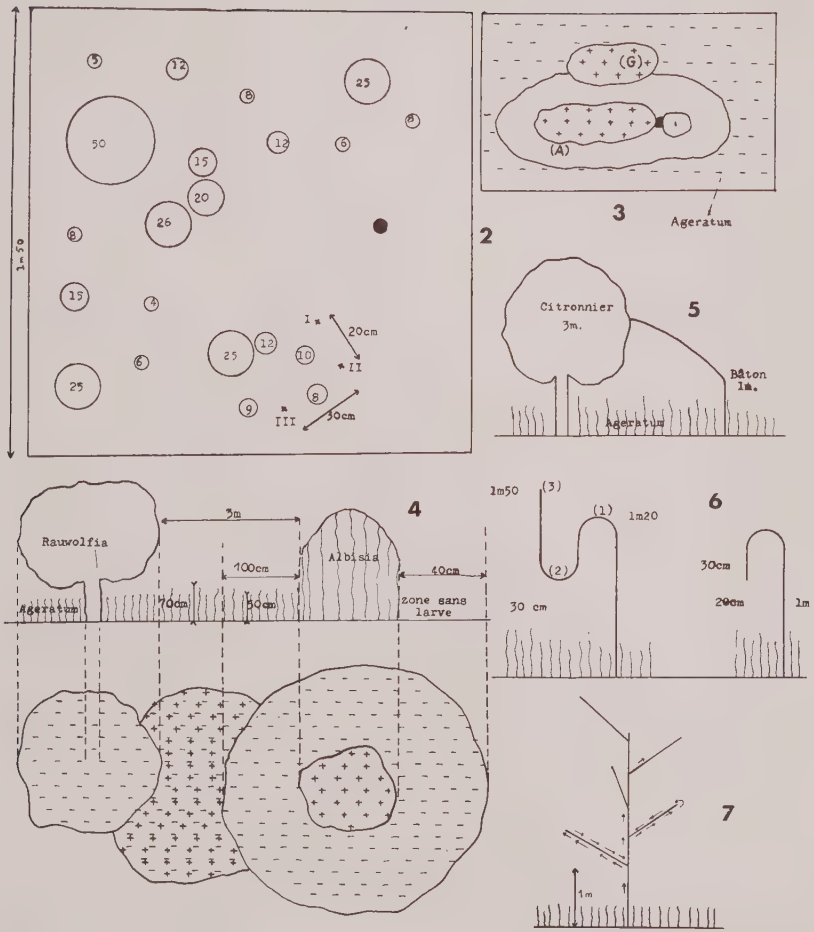


FIG. 2 : Répartition normale des larves de *Zonocerus* dans un carré d'*Ageratum*, à la fin de la période d'activité diurne; FIG. 3 : Répartition des larves sur graminées et *Ageratum*. En (A) il ne reste aucune larve sur les *Ageratum* à part les 12 fixées au point noir, à un niveau semblable à celui de leurs congénères. Les signes (+) indiquent l'emplacement des larves. En (G) graminées plus grandes que les *Ageratum*, sur lesquelles sont perchées la plupart des larves ; FIG. 4 : Répartition des larves dans une végétation de grandeur variable *(Ageratum, Albisia, Rauwolfia)* ; FIG. 5 : Ascension d'un Citronnier par l'intermédiaire d'un bâton et d'un câble; FIG. 6 : Tiges métalliques à courbure simple ou double pour l'étude des mouvements verticaux des larves; FIG. 7 : Support vertical à rameaux latéraux pour l'étude des mouvements verticaux des larves de *Zonocerus*.

1° Expériences dans la nature : *a)* Nous avons placé au milieu des larves se perchant tous les soirs et redescendant tous les matins, un bâton courbe sur lequel est fixée une longue graminée (herbe à éléphant). Le bâton mettait en communication les *Ageratum* extérieurs à la surface située en dessous du Citronnier et le feuillage d'un Citronnier de 3 m de haut (*fig.* 5).

Auparavant, il n'y avait eu aucune larve sur ce Citronnier. Au cours de la même période d'ascension (16 h.-18 h.) nous avons compté 57 larves montant au bâton et atteignant le Citronnier. Douze de ces larves y sont restées la journée du lendemain alors que les autres sont redescendues.

Nous avions placé en même temps un câble incliné montant sur un Caféier. Quelques larves seulement y sont montées. Cette différence peut provenir de la répartition des larves dans la surface environnant la base des deux objets. L'inclinaison du fil est aussi un facteur défavorable, les larves montant mieux sur un objet vertical que sur un objet oblique (Le bâton était vertical sur une hauteur de 1 m au-dessus des *Ageratum*). La verticale est importante surtout au départ; par la suite les larves, ne trouvant rien de plus direct pour atteindre le but visé (objet, Citronnier, Caféier), continuent leur course sur un objet oblique.

b) C'est ainsi que, sur une tige de la forme indiquée sur la figure 6 (double courbure), les larves peuvent redescendre la courbe pour atteindre ensuite le sommet à un niveau supérieur au coude. Elles évitent quelquefois (une fois sur deux) le coude en sautant de (1) en (3). Nous voyons les larves sauter du niveau supérieur des *Ageratum* sur un tel support qu'elles gravissent rapidement jusqu'au point (1). Après quelques hésitations, elles descendent vers (2) puis remontent vers (3). Arrivées en (1) elles ont le corps orienté vers le point (3) et il est très rare qu'une larve arrivée en (1) redescende sur les *Ageratum*. En (3), elles s'immobilisent, la tête tournée vers le haut. Avant que cesse totalement l'activité, les larves vont se déplacer entre (1) et (3) dans les deux sens pour former deux groupes définitifs, l'un en (3) plus important, l'autre en (1). Le groupement de (1) tend d'ailleurs à s'acheminer peu à peu vers (3) qui, à la fin, compte une grande partie des larves montées (13 pour 2 à 17 h. 30). Supprimons la partie comprise entre (2) et (3) (*fig.* 6, tige à simple courbure) : les larves montent puis redescendent. A 17 heures, quelques-unes se fixeront en haut, 3 en (1) et 1 en (2), après avoir franchi la partie (1)-(2) dans les deux sens. A 18 h. 30, les larves ne bougent plus; on compte alors 7 larves en (1) et 3 en (2).

c) *Autres perchoirs :* Ayant placé une planche verticale au milieu des larves, elles y montent comme elles montent au poteau mais n'y stationnent pas; elles ne tardent pas à redescendre soit en marchant le long de la planche, soit en sautant sur un autre perchoir plus ou moins proche. Le phénomène se produit identique sur d'autres planches.

Les larves montent également sur une baguette de 1 cm de diamètre dépassant les *Ageratum* les plus grands de 30 cm et s'y établissent.

A 18 heures, on compte 10 larves perchées sur le sommet. Les larves ne montent pas à une ficelle nue, fine, alors qu'elles montent et s'établissent sur des *Ageratum* fixés à 1 m sur une ficelle identique.

A 18 heures, il reste 18 larves à 1 m de haut sur l'*Ageratum* supérieur. Un câble accroché à un arbre peut également servir de perchoir; 4 larves atteignent ainsi 4 m, une atteint 3 m tandis que deux autres larves à 2 m et une à 1 m 70 continuent à monter.

Les larves qui sont montées sur une planche, située à 1 m 50 d'un Caféier, n'y demeurent jamais pour la nuit si cette planche est coupée bien perpendiculairement au grand axe, alors qu'on peut compter de nombreuses larves sur un des morceaux de planche dont la section est irrégulière, de même que sur un fil de fer de 5 mm de diamètre surmontant une planche bien coupée.

d) Les larves restent groupées au sommet d'un bâton de faible diamètre (inférieur à 15 mm) alors qu'elles ne restent pas sur un bâton de la même hauteur mais de 5 cm de diamètre. Si nous plaçons, à 20 cm au-dessus du gros bâton, des brins d'*Ageratum*, on voit 12 larves s'y fixer alors qu'aucune ne reste sur le bâton, même si celui-ci est plus haut. Les larves montaient sur un perchoir pour aller sur un autre perchoir plus élevé à proximité. Elles atteignaient ainsi le plus grand et y demeuraient la nuit durant.

Nous avons ainsi observé des larves, montées sur une planche de 2 m de haut, qui sautaient en direction d'un Caféier à 1 m 50 de là. Elles manquaient, en général, le but visé, la distance à parcourir d'un seul bond étant trop grande. D'autres quittaient une planche pour sauter sur un bâton recouvert d'*Urigiron* situé à 1 m 30 et d'égale hauteur. Les larves quittent, de la même manière, un bâton pour sauter sur un voisin plus haut. *Elles voient donc un objet même petit, inanimé, situé à une distance supérieure à un mètre.*

2° Action de la nature de l'objet. — De ces expériences nous dégageons le rôle de la qualité de l'objet et de sa nature dans la géotaxie des sauterelles. *La couleur* ne joue aucun rôle. Parmi les planches en expérience, il y en avaient de teintes diverses : bois blanc, bois rouge. Les bâtons étaient blancs, bruns, couverts ou non de plantes vertes. Le fil électrique était recouvert d'un isolant noir. Dans chaque cas, les larves montaient toujours.

Si les larves ne restent pas sur une planche bien coupée alors qu'elles restent sur un morceau dépassant la tranche, c'est qu'elles sont obligées de s'y accrocher pour s'y maintenir tandis qu'elles « embrassent » un objet de diamètre assez petit. Si elles ne grimpaient pas à la ficelle mince, c'est sans doute à cause de difficultés de même ordre.

Celle-ci était trop fine et plus difficilement perçue, et les larves rencontraient des difficultés à s'y maintenir. *Le diamètre est donc fort important.*

On peut penser que les larves pouvaient se poser sur la surface supérieure (la tranche de la planche) mais ce n'est pas là une position normale pour des insectes qui, au repos nocturne, ont toujours la tête dirigée vers le haut.

Ces expériences répétées plusieurs jours de suite avec des bandes de larves différentes nous ont toujours donné les mêmes résultats.

3° Support vertical avec branches obliques latérales (*fig.* 7). Nous avons tenté une expérience analogue avec un support vertical auquel on ajoutait des branches latérales obliques, montantes. Les larves sautent, là encore, des *Ageratum* voisins sur le support vertical puis elles en font l'ascension. Du support central, elles passent généralement sur les branches latérales qu'elles gravissent totalement pour les redescendre ensuite et continuer leur progression en hauteur jusqu'à ce qu'elles atteignent le sommet du perchoir. Quand l'activité des sauterelles cesse, nous trouvons la répartition suivante : 3, 4, 3, 3, 6, 9, 43 larves sur les différentes branches en partant du bas vers le haut. Les jours suivants, nous obtenons des chiffres analogues. Les larves restant sur les branches inférieures sont montées les dernières et, au moment où cesse l'activité, elles n'étaient pas au sommet. Ces larves perchées vont y rester la nuit durant; le lendemain, dès 7 heures, elles commenceront à redescendre sur les *Ageratum*. Nous pouvons ainsi observer des larves en train de descendre pendant plus de deux heures.

4° Baguettes de différentes longueurs. — Les larves sautant d'un perchoir sur un autre, nous avons alors établi des séries de perchoirs alignés, de grandeurs croissantes, de diamètres différents et à des espacements différents.

Quatre planches de 1 m, 2 m, 3 m et 4 m surmontées d'un fil métallique ou de grillage ont ainsi été alignées. Les larves situées aux abords de chacune y montent jusqu'au sommet d'où elles passent sur la voisine plus haute. On aboutit aux groupements définitifs suivants : 0 larve sur la plus petite, 15 sur la deuxième, 25 sur la troisième, 0 sur la quatrième, car de là, elles sautaient sur un Caféier.

Tentant la même expérience avec des baguettes, nous obtenons des résultats variables suivant l'heure à laquelle nous opérons, et suivant l'espacement entre les différents perchoirs.

Ces expériences diffèrent de celles faites avec des planches parce que les baguettes étaient alignées sur un sol nu. Les larves qui allaient servir à l'expérience, au lieu d'avoir une répartition naturelle comme précédemment, étaient récoltées dans la nature et placées dans un tube

dont l'ouverture débouchait juste à la base de la plus petite baguette, si bien qu'en sortant du tube les larves montaient automatiquement sur celle-ci.

PLANCHE II

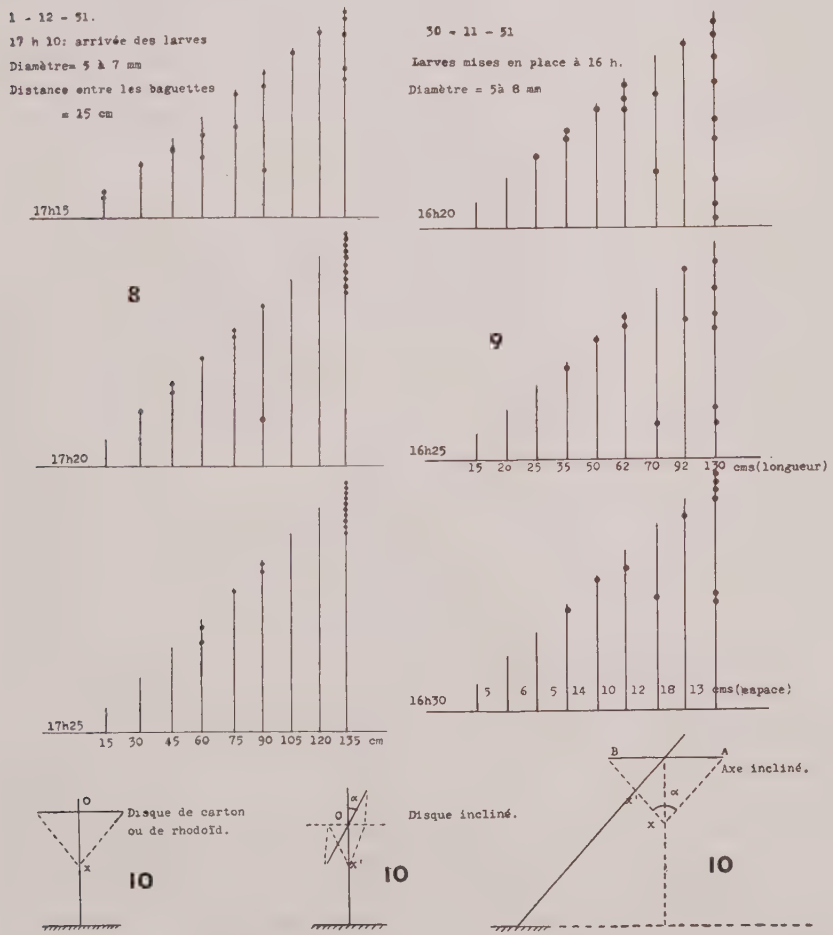


FIG. 8 : Ascension d'une série de supports alignés à la fin de la période d'activité. Arrivée des larves : 7 h. 10. Diamètre des supports : 5 à 7 mm. Distance entre les baguettes : 15 cm (Expérience du 1-12-51); FIG. 9 : Ascension d'une série de supports alignés avant la fin de la période d'activité. Larves mises en place à 16 h. Diamètre des supports : 5 à 8 mm (Expérience du 30-11-51); FIG. 10 : Support vertical ou oblique surmonté d'un disque de carton ou de rhodoïd pour l'étude des mouvements verticaux des larves.

Première expérience (fig. 8). — Sur 20 larves mises dans le tube, 3 se dispersent sans monter à la première baguette. En quinze minutes, 12 larves sur 17 ont atteint le sommet le plus haut, 2 le quittent à 17 h. 30 en sautant au sol dans l'alignement des baguettes. Les autres y restent fixées. La distance entre chaque baguette était de 15 cm. Les baguettes avaient un diamètre de 5 à 7 mm et mesuraient 15, 30, 45, 60, 75, 90, 105, 120 et 135 cm.

Avec des baguettes de 10 à 12 mm de diamètre et à des distances de 30 cm, nous obtenons des résultats analogues. En expérimentant avec des baguettes plus grandes, de même diamètre et placées à 30 cm les unes des autres, les larves parviennent à une hauteur de 3 m 10 sur le plus grand perchoir. En plaçant les mêmes baguettes à 40 cm les unes des autres, les larves restent groupées sur le sommet de la plus petite sur laquelle débouchait le tube. En intercalant alors des baguettes entre les trois premières, nous provoquons immédiatement une ascension jusqu'au sommet de la troisième baguette.

Nous voyons le rôle que joue l'espacement des perchoirs sur la géotaxie des larves de *Zonocerus*. Ceci permet d'expliquer la formation d'une ceinture sans larve dans une bande se perchant le soir sur un support naturel (buisson ou graminée) et aussi la répartition des larves sur les quelques inflorescences les plus grandes d'un massif d'*Ageratum*.

Un autre facteur intervenant est l'heure à laquelle les larves montent sur leur lieu de repos nocturne.

L'heure d'ascension (fig. 9) : L'activité cesse régulièrement en basse Côte-d'Ivoire entre 17 h. 30 et 18 heures. Si, à ce moment-là, les larves ne sont pas au point culminant qu'elles auraient atteint à une heure moins tardive, c'est que leur rythme d'activité seul ne le leur permettait pas, leurs compagnes engagées plus tôt ayant atteint le sommet. C'est pour cette raison que nous trouvons des larves sur des brins d'*Albizzia* à 1 m 20 alors qu'à proximité on en trouve à 2 m 50. Ceci explique aussi la répartition échelonnée des larves sur leurs perchoirs d'expérience, quand l'expérience était commencée plus tard. Les larves s'arrêtent n'importe où dans l'ascension des perchoirs successifs.

Si, au contraire, l'expérience débute à une heure moins tardive (c'est le cas de larves arrivées au sommet de la dernière baguette à 16 h. 10), les larves quittent ce perchoir en sautant dans le prolongement de la ligne des baguettes pour continuer leur déplacement vers la végétation, jusqu'au moment où prendra fin la période d'activité normale.

Entre ces deux moments extrêmes, se place l'heure optimum où les larves arrivant au point culminant s'y fixent. Celles qui l'atteindront par la suite s'y fixeront également. Ce n'est qu'après 17 heures que les larves se fixent ainsi, la tête dirigée vers le haut, sur le support où elles passeront la nuit.

Une larve quittant un perchoir pour sauter sur un autre se retourne toujours pendant le saut. Partant la tête en haut, elle se raccroche toujours la tête en bas. Elle se retourne immédiatement et gagne le sommet d'où elle sautera sur le suivant.

Il est à noter que, quelle que soit l'heure à laquelle nous faisions l'expérience, les larves montaient toujours au support qu'on leur présentait. *Si, arrivées au sommet du plus haut, la période d'activité n'est pas terminée, elles redescendent immédiatement*, soit pour s'alimenter, soit pour se mettre à une température plus convenable.

Le géotropisme jouant un rôle important dans le regroupement, nous avons essayé de voir l'influence de la distance entre les perchoirs sur cette géotaxie; nous avions amorcé la question avec les baguettes alignées.

5° Baguettes de longueurs égales placées a intervalles réguliers sur une circonférence. — Si nous plaçons 12 bâtons de 1 m de haut, de 10 à 12 mm de diamètre sur une circonférence de 0 m 75 de rayon à égale distance les uns des autres, et 12 bâtons de 20 à 25 mm d'égale longueur sur une même circonférence, sur sol plat et nu, en lâchant des larves au centre, elles se dispersent immédiatement, partant en étoile; dans le premier cas, 12/20 montent aux piquets, les autres larves passant entre; dans le second cas, 18 sur 20 montent également. La distance entre les perchoirs étant la même dans les deux cas, c'est la grosseur qui facilite la vision des perchoirs.

Ne laissant que 6 perchoirs de gros diamètre au lieu de 12, ceux-ci se trouvent être à une distance égale au rayon et peu différente de deux fois celle de l'expérience à 12 perchoirs; nous voyons monter 14 larves sur 25, soit à peu près la même proportion qu'avec 12 bâtons de diamètre plus petit (10 à 15 mm au lieu de 20 à 25).

D'où un objet (A) deux fois plus gros qu'un objet (B) est perçu de la même manière que (B) placé à une distance deux fois plus petite. Ce phénomène joue certainement un grand rôle dans les migrations des larves qui peuvent être déviées par un buisson par exemple.

D. — Étude des différents facteurs qui influent sur la géotaxie.

1° Action du phototropisme. Le phototropisme joue un rôle certain. Les *Zonocerus* étant phototropiques positifs, quittent les lieux ombragés, niveaux inférieurs de la végétation, pour passer à des endroits où la lumière est plus forte. Ce phototropisme tend donc à les faire monter. Si le géotropisme n'entrait pas en jeu, les larves resteraient sur le niveau moyen des *Ageratum* sans éprouver le besoin de monter sur les plus grandes ou sur les perchoirs qu'on leur présente, car ceux-ci sont dans une zone où l'intensité lumineuse est homogène. C'est la géotaxie qui provoque la montée des larves au niveau supérieur dans ces zones également éclairées.

Pourquoi alors les larves se trouvant à proximité d'arbres ou arbustes n'y montent-elles pas et restent perchées sur les plus grands *Ageratum* voisins? Répondant à leur géotaxie négative, elles devraient quitter les *Ageratum* pour passer sur les Caféiers, par exemple. Ce n'est cependant pas le cas. Pour cela, les larves devraient monter par le tronc de l'arbuste, le feuillage inférieur étant trop élevé, et elles devraient pénétrer ainsi dans une zone trop peu éclairée au-dessous du Caféier et, dans le feuillage, se trouveraient dans une zone à demi-obscure. Ici, c'est donc le phototropisme qui inhibe le mouvement vertical. Nous avons essayé de le démonter expérimentalement.

Faisons monter des larves à un support vertical de diamètre convenable, d'un mètre de hauteur. Les larves y montent comme elles le font après tous les objets verticaux. Plaçons auparavant un disque de carton perpendiculairement à ce support, les larves commencent à monter, mais s'arrêtent à une distance (*ox*) directement proportionnelle au diamètre du disque (*fig.* 10).

Remplaçant ce disque de carton par un disque de rhodoïd transparent, les larves ascensionnent normalement le support et, s'accrochant au rhodoïd, le dépassent fréquemment pour se percher finalement au sommet du support.

Si nous inclinons le disque de carton, la distance *ox* se trouve réduite dans des proportions variant avec l'angle que fait le carton avec l'axe. Si l'angle est suffisamment petit, la larve grimpe à l'axe puis au disque incliné pour continuer sur l'axe si celui-ci dépasse le disque.

Avec un disque de diamètre identique, on réduit la distance *ox* en inclinant l'axe par rapport au sol, le disque restant horizontal. La larve monte alors jusqu'au point *x'* qui se trouve à l'intersection du cône normal d'un axe vertical virtuel passant par *o*, et de la ligne *xa* (*fig.* 10).

Cette expérience nous montre l'action de l'éclairement sur la géotaxie.

La distance *ox* varie peu avec l'heure à laquelle nous expérimentons. Il semble donc que la larve s'arrête quand elle voit une surface ombragée (la face inférieure du disque) sous un angle constant, plutôt que lorsqu'elle franchit la surface limitant la zone éclairée et la zone ombragée, auquel cas elle monterait plus haut le matin et le soir, les rayons du soleil arrivant presque parallèlement au disque. A midi, elle ne monterait pas. Ce n'est pas le cas, car elle monte quelle que soit l'heure pour s'arrêter approximativement au même endroit.

2° Action de l'alimentation. Les larves sont-elles obligées d'effectuer ces déplacements journaliers en hauteur?

Si l'on observe des larves sur le sommet d'un massif de Ricin ou de *Bixa*, il semble que ce ne soit pas une nécessité car des larves s'alimentant sur une feuille de Ricin y restent nuit et jour. Les seuls déplacements qu'elles feront consistent à passer de la face supérieure à la face

inférieure des feuilles et vice versa suivant la température. Dans leur position préférée, les larves seraient toujours perchées au sommet des inflorescences des *Ageratum* les plus grands, des *Albizzia* ou des graminées. Si elles descendent le matin de ces perchoirs, c'est d'abord pour s'alimenter. Le transit intestinal étant rapide, plus de douze heures après qu'elles se sont perchées, leur tube digestif est vide. Elles pourraient rester sur *Albizzia*, mais leur préférence pour les *Ageratum* les fait redescendre, alors que les *Bixa* leur suffisent. Ce n'est que le soir, lorsque leur tube digestif est plein, que la géotaxie se manifestera. C'est donc la faim ou les préférences alimentaires qui contribuent, partiellement au moins, à faire descendre les larves de leur habitat normal.

3° Action de la température (*fig.* 15). — Si les larves se placent dans la journée à la face inférieure des feuilles d'Ananas, de Ricin ou de *Bixa* sur lesquelles elles s'alimentent, c'est pour se mettre à une température plus convenable. La température au soleil dépassant rapidement le matin leur thermopreferendum, atteignant dans la journée 50°, les larves se placent à l'ombre des feuilles où la température ne dépasse pas 35-40°, correspondant exactement à leur température préférée.

La température peut donc jouer un rôle dans la descente des perchoirs, non pas que les larves répondent à un thermotropisme, mais parce qu'elles fuient une température excessive. Entre 9 heures et 16 heures, la température est trop forte pour que les larves y restent toute la journée.

Les larves commencent d'ailleurs leur ascension dès que la température descend au-dessous de 40°. *Elle déclenche l'ascension mais ne la dirige pas.*

Pendant la saison des pluies, en observant les larves de la première génération, il était courant de les voir rester la journée entière sur la face supérieure des feuilles sur lesquelles elles se nourrissaient, n'effectuant alors au premier, deuxième et troisième stade aucun déplacement vertical ou horizontal tant qu'elles trouvaient sur place de la nourriture en quantité suffisante. Pendant cette même saison, la température atteignant rarement 40° au soleil, elles se trouvaient dans des conditions optima, étant perchées au plus haut.

4° Action du degré hygrométrique. — Le *Zonocerus* ne montre aucune préférence, quant au degré hygrométrique, quelle que soit l'heure de la journée. Celui-ci ne joue donc aucun rôle dans la géotaxie.

5° Action de l'état de la sauterelle.

a) *Mue:* Une larve qui vient de muer ou qui va muer passe la journée sur le perchoir. Au cours de la journée on peut la voir tourner autour du support pour rester à l'ombre. Si elle ne descend pas, c'est pour diverses raisons : tout d'abord son activité est très réduite et,

avant tout, elle ne s'alimente pas. Cette larve qui reste perchée à une température convenable, n'éprouvant pas le besoin de se nourrir, demeure dans une position favorable.

Dans ce cas, le géotaxie négative se manifeste. Une telle larve est cependant capable de se mouvoir, sauf au moment précis de la mue, car si on l'approche, elle peut effectuer quelques bonds et si elle ne se trouvait pas dans un milieu convenable (perchoir), il est logique de penser qu'elle se déplacerait dans un sens ou dans l'autre.

b) *Ponte :* La géotaxie toujours négative, avons-nous dit, peut être inhibée par l'état physiologique des adultes et par la recherche de nourriture. Une femelle prête à pondre quitte également son perchoir pour aller déposer ses œufs dans le sol. Le mâle la suit généralement dans ces mouvements pour se placer dans des conditions de lumière différentes de celles qu'elle préfère, en général à l'ombre d'un arbre, d'un buisson.

E. — Déplacement sur un plan incliné.

Cette expérience nous servira à expliquer les sens des migrations en terrain accidenté.

Nous avons lâché des larves de différents âges sur un panneau de 2 m sur 2 m, la pente variant à volonté (*fig.* 11). Les larves ont toujours tendance à monter, l'orientation du panneau, l'heure de l'expérience, la couleur de la face n'entravant nullement la montée. Nous donnions à notre panneau une certaine pente, et nous lâchions en son milieu environ 100 larves. Immédiatement, nous voyons les larves tourner la tête vers le haut. Quelques-unes, après avoir été posées sur le panneau, réagissent immédiatement par un bond qui peut les faire sortir de la surface inclinée; nous ne tenions pas compte de ces larves dans nos comptages.

Les larves tendent à suivre la ligne de plus grande pente, mais au fur et à mesure que cette pente devient plus faible, l'angle dans lequel les larves montent, s'agrandit. Pour une pente de 1 m 50 sur 2 m de montée, toutes les larves montent presque perpendiculairement au bord supérieur (*fig.* 11).

La surface sur laquelle les larves se déplacent (marquée de croix) varie en raison inverse de la pente. Dans l'expérience au support de 25 cm, il suffit de relever le panneau pour voir les larves orientées vers le bas se retourner immédiatement vers le haut.

Cette expérience met en évidence le rôle de la géotaxie négative, cette même taxie qui jouera un rôle important dans les migrations.

F. — Déplacements sur différentes spirales.

1° Spirale fixe :

a) *A axe vertical* (fig. 12) : Des larves placées dans un tube débouchant à la base d'une tige métallique enroulée en spirale (sauf à la

base), s'y accrochent et commencent à l'ascensionner. Une fraction de la partie droite verticale était enfoncée dans le sol. L'autre fraction était gravie sans hésitation. Arrivées au coude, les larves s'y engageaient puis, après avoir décrit un quart de tour, s'arrêtaient. Rares sont celles qui continuent l'ascension de la spire en la suivant entièrement, devant ainsi changer constamment de direction. En moyenne, 6 larves sur 10 s'arrêtent au premier quart. Quatre de ces larves sauteront par la suite directement de la spire inférieure à la spire immédiatement supérieure, 2 sur 10 suivent la spire en tournant, et 2 sur 10 quittent le support en sautant au sol.

Avec une spirale de 15 cm de diamètre, de 40 cm de hauteur, les résultats sont identiques, et également avec une spirale de 1 m 20 de haut, de 20 cm de diamètre et 20 cm de longueur de pas, la spire étant faite avec une tige métallique de 1 cm de diamètre. Si elles sautent d'une spire à la suivante, c'est pour conserver une direction constante dans leur déplacement.

b) *A axe horizontal* (fig. 13) : Les larves arrivent en A, ascensionnent la partie rectiligne, et, arrivées en B, ne continuent pas leur progression en restant sur le support, mais passent de la deuxième partie supérieure d'une spire à la suivante en sautant de B en C, de B' en B'', etc. Arrivées en C, elles s'y fixent ou sautent sur le sol dans le prolongement de BC suivant qu'il est tard ou tôt, comparativement à l'heure où cesse l'activité.

Dans cette expérience, encore, c'est la géotaxie d'une part et la tendance à garder une direction constante d'autre part, qui dirigent les mouvements des larves.

2° Spire verticale tournante (*fig.* 14) : Devant les hésitations montrées par les larves à ascensionner une spire, il restait à trouver les raisons de ces tâtonnements. Nous avons alors fixé une de ces spirales sur un bloc flottant dans un bac d'eau. De même que dans l'autre expérience, les larves arrivaient à la base d'une partie centrale verticale. Dès que la larve avait parcouru le premier quart de la spire, nous faisions tourner celle-ci de telle sorte que la larve passe d'une position A à une position A' en arrière de A par rapport à l'orientation de la larve. Le sens de la marche de la larve est indiqué sur le schéma. Immédiatement elle reprend sa course pour garder son corps parallèle à une direction fixe. Dès qu'on cesse de faire tourner la spire, la larve s'arrête et elle accélère son allure si on augmente la vitesse de rotation. Quel est le point de repère qui lui sert pour garder constante son orientation ? C'est un point que nous discuterons dans le chapitre des migrations.

Dans les conditions où nous avons fait les expériences (végétation plus ou moins éloignée), il est possible que le phénomène soit le même que celui observé par Schulz (1931) chez les Notonectes, et par Brown et Hotels (1929) chez les Gyrins. « Les Notonectes se maintiennent au point fixe dans un courant, en gardant sur la rétine la même image

des deux rives; lorsque les repères des rives sont déplacés, l'insecte se déplace aussi...

« Les bandes de Gyrins se maintiennent au même endroit dans un courant à l'aide d'un mécanisme analogue ».

Ici les *Zonocerus* pouvaient s'orienter par rapport à un arbre ou un arbuste à quelque distance de là et corriger leur position pour le garder dans leur champ de vision.

Nous ne parlerons pas de la descente des larves qui dépend des mêmes facteurs que la montée. Nous signalerons simplement que, comme elle, elle peut s'échelonner sur une période assez longue de la matinée.

G. — Résumé et conclusions.

Pour résumer, nous avons mis en évidence le rôle d'une tendance à monter sur les objets, mais nous ne savons s'il faut l'appeler géotropisme au sens de Precht. En effet, *cet auteur ne parle pas du rôle de la vue* dans cette tendance, or il est extrêmement net chez *Zonocerus*. *Ce qui excite la montée, c'est la perception visuelle d'une forme élevée au-dessus de l'horizon*, donc nous sommes plus loin encore de la pesanteur que dans les expériences de Precht. Mais nous nous rapprochons beaucoup des phénomènes observés par Hundertmark chez les jeunes chenilles.

Pourquoi alors, à l'inverse de Precht, ne pas réserver le nom de géotaxie à la montée sur le plan incliné, si nette chez *Zonocerus* et si voisine des propres observations de Precht sur le *Carausius?* Car nous ne voyons guère ici quel autre stimulus que la pesanteur pourrait entrer en jeu.

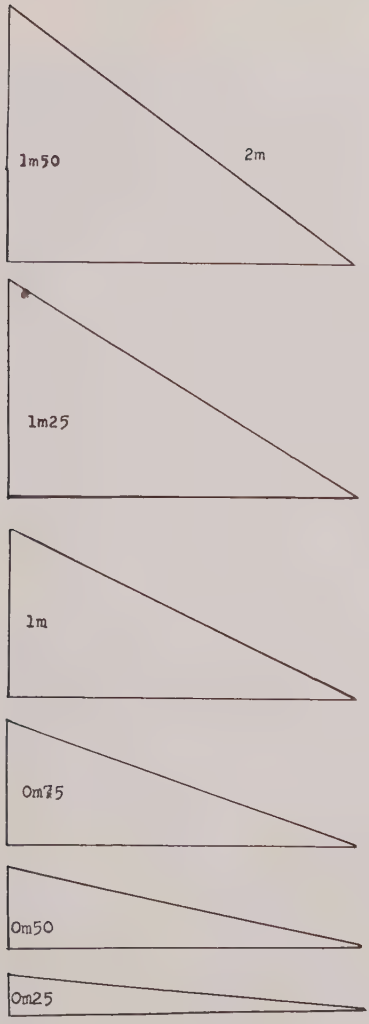
Mais d'autres phénomènes plus complexes interfèrent avec la montée; ils sont généraux ou spécifiques. *Généraux:* température, éclairement (expérience du disque); *spécifiques:* goût pour certaines plantes, tendance à ne pas dévier d'une certaine direction.

Enfin, il nous semble difficile (dans le cas de la montée sur un support portant des branches obliques) de ne pas invoquer l'entrée en jeu d'une tendance appétitive ou exploratrice (Darchen chez *Blattella*).

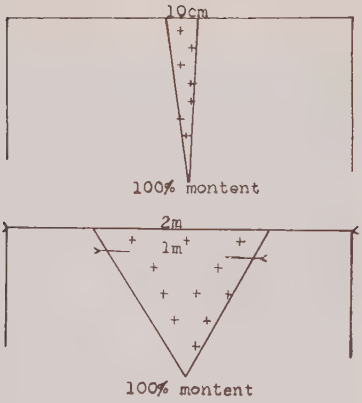
Quant à la température, si souvent invoquée pour expliquer les mouvements verticaux des Acridiens, elle nous paraît avoir une action déclenchante mais non directionnelle.

Légende de la Planche III

Fig. 11 : Déplacement sur un plan incliné : les croix (·) montrent la répartition des larves pendant la montée en fonction de l'inclinaison du plan; Fig. 12 : Spire verticale fixe servant à l'étude des mouvements verticaux des larves; Fig. 13 : Spire horizontale; Fig. 14 : Spire verticale tournante (diamètre 7 mm); Fig. 15 : Température à la face supérieure d'une feuille en octobre.



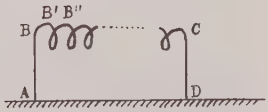
11



76%

60%

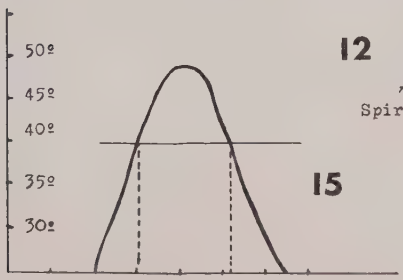
13



Spire horizontale.

12

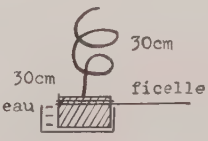
Spire verticale fixe.



15

Température à la face supérieure d'une feuille en octobre

14



Spire verticale tournante.(diam.7mm)

IV. — INTERATTRACTION

A. — Observations de différents auteurs sur les groupements de *Zonocerus*.

Vilardebo, parlant du comportement du *Zonocerus*, signale « l'instinct grégaire » des jeunes larves. Dans une plantation, dit-il, un arbre est envahi après un autre. Les jeunes larves se trouvent toujours sur les lieux d'éclosions. La dispersion de ces groupements se fait à partir des troisième stade et quatrième stade; tout instinct grégaire a alors disparu.

Le même phénomène est signalé par Miege (1942), Risbec (1950) et Golding (1940).

Ce sont là les seules données bibliographiques concernant les groupements de *Zonocerus*. *Toutes sont d'accord pour signaler le grégarisme* au moins chez les jeunes larves.

B. — Observations personnelles dans la nature.

De notre côté, nous avons observé les *Zonocerus* en groupes denses à tous les stades, même à l'état adulte. Nous avons cependant noté la dispersion de nombreuses bandes à l'état adulte.

Si l'on observe ce Criquet dans la nature, le phénomène de l'interattraction semble évident. Nous trouvons toujours de nombreuses larves groupées, s'attaquant à un plant puis au suivant et ainsi de suite, mais jamais simultanément à plusieurs plants même voisins. Jamais nous ne trouvons de très faibles densités de population dans une grande superficie, mais toujours une grande densité dans des endroits restreints. L'éclosion d'une ponte isolée donne naissance à un petit nombre de larves inférieur à 100. Celles-ci peuvent néanmoins se déceler dans une plantation par la localisation de leurs dégâts qui, concentrés en un seul point, apparaissent rapidement. Toutes ces larves sont en effet groupées sur quelques feuilles d'une seule plante, d'un seul rameau, provoquant la formation d'une tache brune de feuilles plus ou moins consommées. Ces zones ne semblent montrer aucun caractère attractif particulier, les alentours nous paraissent rigoureusement identiques (étendue d'*Ageratum*, plantation d'ananas, bananeraie). Sur un massif de Ricin, quelques plants (souvent un seul) renferment des *Zonocerus* et, sur ce plant, quelques feuilles voisines les unes des autres portent tous les *Zonocerus* du massif. Il est courant de compter 50 larves et plus sur une seule feuille, alors que rien ne semble s'opposer à la dispersion de ces larves. Cette feuille, ce plant d'*Ageratum* se trouvent-ils dans un microclimat convenant mieux au *Zonocerus* que celui de la feuille voisine? Il semble *a priori* que non; en effet, dès que cette feuille aura été dévorée, la voisine subira le même sort, puis une autre jusqu'à ce que tout le massif soit totalement détruit. Pourquoi alors les larves n'attaquent-elles pas

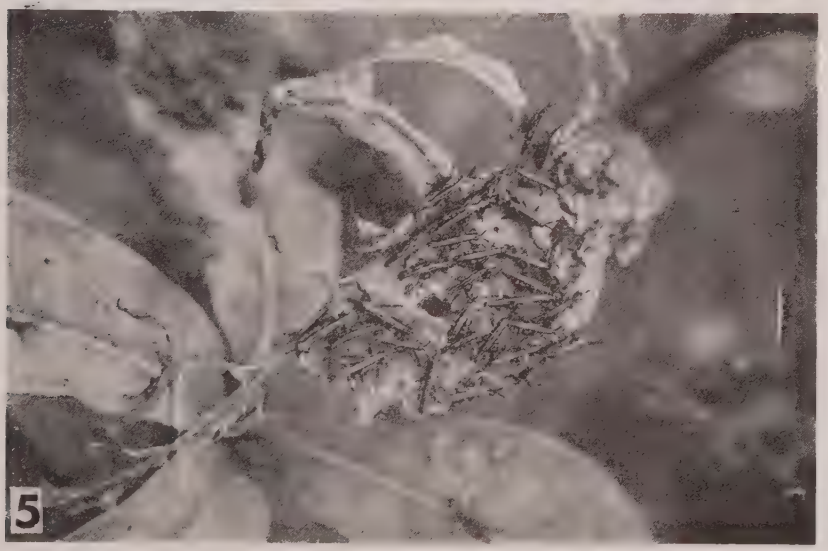


PHOTO 4.
Groupement de jeunes larves de *Zonocerus* sur un buisson de *Bixa*.

PHOTO 5.
Groupement dense sur un fragment de feuille.

toutes les feuilles simultanément? Il semble logique de penser que nous avons affaire à une interattraction comme il en est signalé de nombreux cas chez les insectes.

C. — Définition de l'interattraction.

« L'interattraction a pour effet la formation de groupements d'individus d'une même espèce sous l'influence de stimulis émis et captés par les individus eux-mêmes; ces groupements se distinguent de la foule où les individus sont étrangers à l'existence des stimulis qui les conduisent à la formation de la foule »; ces stimulis leur sont extérieurs.

D. — Différents facteurs stimulant l'interattraction.

Cette formation de groupements dus à l'interattraction est le résultat de stimulis différents plus ou moins faciles à mettre en évidence.

Selon Rabaud, c'est l'olfaction qui commande l'interattraction chez les mâles d'*Halictes*.

Lhoste met en évidence l'existence d'un « groupement des Forficules. A quelque âge qu'il se produise, c'est le fait d'un phénomène d'interattraction et non pas une simple coïncidence, les individus recherchant le voisinage immédiat, le *contact* d'autres individus indépendamment de leur sexe ».

Ledoux étudiant la répartition d'une population de *Blattella germanica* et *Periplaneta orientalis* dans des abris qui leur sont proposés, met en évidence l'action de facteurs externes et internes sur l'interattraction chez ces Blattes et conclut qu'elle est le résultat de l'action combinée du *chimiotropisme*, de l'*hygrotropisme* et du *thigmotropisme*, les antennes portant l'organe récepteur des stimulis olfactifs de l'interattraction.

D'après Pesson, les phénomènes de groupement qu'il constate chez *Orthezia urticae* seraient dus à des *réactions thigmotactiques* disparaissant dès que le substrat des récipients d'élevage présentent certaines qualités de rugosité.

Cuille étudiant le comportement du *Cosmopolites sordidus*, met en évidence l'interattraction signalée par ailleurs; elle présente un *caractère sexuel*, le *thigmotactisme* accentue le phénomène, mais n'est pas le stimulus initial, celui-ci entrant vraisemblablement dans la catégorie des *chimioréceptions de contact*.

Lecomte travaillant sur l'*Abeille ouvrière*, insecte social, montre que l'interattraction chez l'ouvrière est provoquée par un ensemble de stimulis variés dont l'un au moins est de *nature vibratoire*. Une autre série d'expériences avec Reine et ouvrières lui permet de conclure à l'existence d'un *chimiotactisme* responsable de l'attraction manifestée par les ouvrières à l'égard de la reine alors qu'elle n'existe pas en sens inverse.

E. — Observations sur la formation des groupements chez différents Acridiens.

« Tous les biologistes qui jusqu'à présent ont étudié les Acridiens migrateurs ont admis l'interattraction qui serait à la base de la constitution et du comportement des bandes de sauterelles » (CHAUVIN.)

En 1938, CHOPARD avait relaté les mêmes faits.

L'existence de cette interattraction est admise en se basant sur le résultat d'observations seules, mises à part « les expériences de DE LEPINEY qui observe la réunion de deux bandes de sauterelles par delà un obstacle qui dissimule l'une à la vue de l'autre ». Ce n'est pas seulement un géotropisme ou un phototropisme qui conduit les deux bandes de sauterelles à se rassembler. Quand il écrase une des deux bandes, il se forme passagèrement un microclimat à degré hygrométrique très élevé; et ce qui conduit la bande vivante vers la bande morte, peut être simplement un hygrotropisme positif ». (CHAUVIN.)

Quant à l'attraction par une cage pleine de sauterelles vivantes ou mortes, fraîches ou desséchées, ou par une cage vide mais ayant contenu des sauterelles pendant longtemps, placée au voisinage d'une bande, faisant dévier la bande vers la cage (exp. de VOLKONSKY), elle peut être le résultat d'une excitation visuelle, la cage ayant une certaine hauteur au-dessus de l'horizon. Il aurait fallu recommencer en enfonçant la cage pour qu'elle affleure au niveau du sol et avec une cage vide non dissimulée mais n'ayant jamais contenu de sauterelles.

CHAUVIN expérimentant sur *Locusta migratoria*, en milieu homogène, introduit des larves dans un vase de verre contenant des bûchettes verticales et note la répartition des larves sur ces bûchettes. Il ne trouve aucune attraction évidente, la répartition des sauterelles étant identique à celle due au hasard.

Nous avons fait des expériences à peu près analogues avec *Zonocerus variegatus*, sans obtenir de résultats bien précis; d'autres expériences dans la nature nous permettent de penser que les *Acridiens se trouvant enfermés dans un récipient de volume réduit sont dans un état de contrainte qui les place dans des conditions beaucoup trop différentes de celles où ils se trouvent dans la nature :* c'est la cause de l'insuccès des expériences faites au laboratoire.

Les rassemblements d'insectes dont parle CHOPARD se forment sous l'action de facteurs internes et externes difficiles à déterminer. Ce ne sont pas n'importe quels insectes en effet qui se rassemblent, même s'ils sont suffisamment abondants. Les conditions externes (température, degré hygrométrique, végétation, nourriture) jouent sans doute une grande part dans la formation de ces groupes, mais elles ne suffisent pas; « les insectes grégaires se rapprochent, laissant entre leur groupe des espaces vides dont les conditions ne diffèrent aucunement des points où ils sont concentrés ». (CHOPARD). C'est cette tendance à se rassembler qui conduit deux bandes au groupement en une seule.

Gunn (1948) observant *Schistocerca* note la tendance des essaims à rester groupés au sol, le matin, après avoir quitté les perchoirs. Cette même tendance à rester groupés maintient la cohésion des bandes au cours de leurs déplacements.

Burnett (1951) observe chez *Nomadacris septemfasciata* la formation de petits groupes dans une surface où la densité est trop faible pour donner des bandes importantes.

Dans une autre surface où, dans la journée, il ne trouvait que quelques rares Criquets, le soir, il observait de petits groupes de 3 ou 4 sur les différentes tiges.

Pour Burnett, un Criquet prenant le vol était un indice de la présence presque certaine d'autres Criquets dans le voisinage très immédiat.

Kennedy (1939) constate le même phénomène chez *Schistocerca*. La répartition des sauterelles même solitaires n'est pas due au hasard, car les individus isolés sont très rares. « L'interattraction » doit contribuer à la formation des nombreux petits groupes.

Waloff (1950) signale le même fait sur *Dociostaurus maroccanus*.

F. — Mise en évidence de l'interattraction chez *Zonocerus*.

1° Au laboratoire : Nous avons essayé des dispositifs variés, aucun ne nous a donné les résultats que nous pouvions attendre à la suite de nos observations dans la nature.

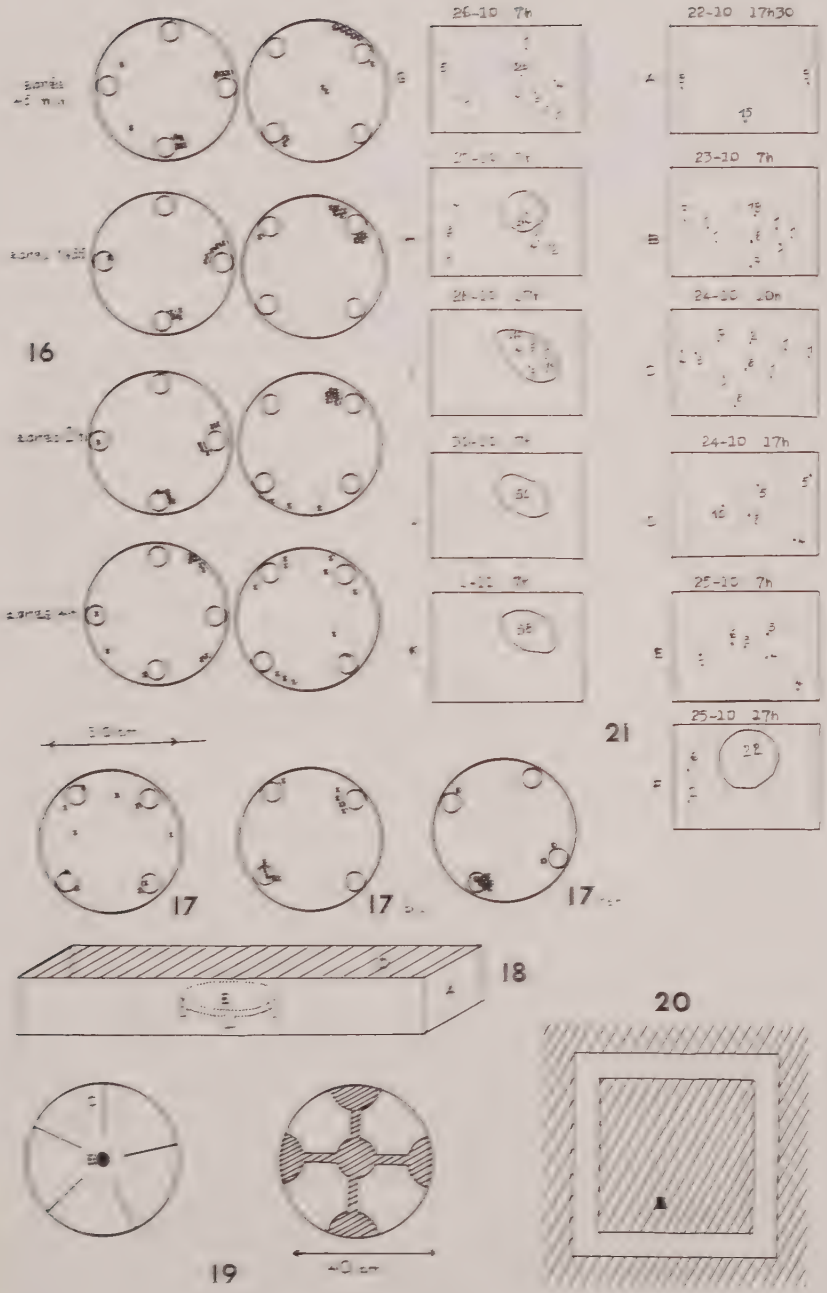
Dans les différents appareils, en effet, les *larves sont constamment en mouvement*, même lorsqu'elles ont de la nourriture répartie en divers points. Elles s'alimentent à un endroit, ne s'y établissent pas longtemps et essayent de s'échapper par les moindres fissures.

Le premier dispositif employé a été une grande boîte de pétri de 20 cm de diamètre. Nous y disposions des morceaux d'*Ageratum* aussi identiques que possible, diamétralement opposés et placions les boîtes dans lesquelles nous introduisions des larves dans des conditions d'éclairement homogène. Ce dispositif ne nous a donné aucun résultat. Les larves se trouvaient là dans un espace sans doute trop réduit

---

Légende de la Planche IV

Fig. 16 : Etude du groupement de 10 larves V dans un appareil de 30 cm de diamètre; Fig. 17 : Répartition des larves de l'expérience ci-contre après 5 h. 25 mn.; Fig. 17 *bis* : Répartition des larves à 17 h. 20 à la fin de la période d'activité; Fig. 17 *ter* : Répartition des larves à la fin de la période d'activité dans un autre appareil; Fig. 18 : Appareil destiné à l'étude de l'interattraction au laboratoire. D = diffuseur de lumière; E = enceinte contenant les larves; A = cadre de bois; Fig. 19 : Deux dispositifs pour l'étude de l'interattraction au laboratoire; Fig. 20 : Dispositif expérimental dans la nature; Fig. 21 : Regroupement de *Zonocerus* dans la nature (expérience du 21-10-51).


26-10 7h
22-10 17h30
23-10 7h
24-10 17h
25-10 7h
25-10 17h
16
21
17
17
17
18
20
19

pour qu'elles se considèrent isolées même quand la distance qui les sépare est maximum (20 cm). A cette distance, les larves se voient. La vue peut être un des plus importants récepteurs des stimulis qui conduisent au groupement, l'olfaction ne jouant pas. Nous avons alors construit des appareils semblables, avec un fond de carton et un pourtour de rhodoïd, de diamètre plus grand, 30, 40, 60 et 80 cm. Les larves sont introduites par un orifice central du carton de base.

Avec 10 larves du cinquième stade dans l'appareil de 30 cm nous trouvons un début de groupement qui ne dure pas (*fig.* 16).

Dans le premier appareil, 9 larves sur 10 sont très groupées après une heure trente-cinq, mais elles ne tardent pas à se disperser. Il en est de même dans le deuxième appareil où, après deux heures, 9 larves sur 10 sont rassemblées dans le quart de la surface. La répartition des larves dispersées par la suite montre que l'appareil est dans un milieu homogène. Pourquoi ne restent-elles pas groupées après s'être rassemblées? Il est possible que ce soit dû à l'espace trop restreint qui les contient, les expériences ultérieures faites dans la nature permettent de le supposer puisque là elles restent groupées des semaines entières après que s'est fait le rassemblement.

Dès le début de l'expérience, on note une tendance à se grouper; un noyau de 5 larves se forme immédiatement, les autres y adhéreront peu à peu. Après une heure trente-cinq, on compte 9 larves sur 10 groupées. Après deux heures, il en reste 7 sur 10. Au bout de trois heures trente, une larve se joint à nouveau au groupe. A partir de ce moment, la dispersion va commencer, les larves errant çà et là à travers l'appareil. Cinq heures vingt-cinq après le début de l'expérience, nous avons la répartition indiquée *fig.* 17.

Par la suite, deux groupements vont se former un peu avant que cesse l'activité journalière. A 17 h. 20, nous avons la répartition indiquée sur la figure 17 *bis*.

Nous obtenons quelque chose d'analogue dans le deuxième appareil : formation immédiate d'un noyau autour duquel vont se grouper toutes les larves, puis dispersion et regroupement tardif. A 17 h. 20, le groupement est celui indiqué sur la figure 17 *ter*.

Dix larves du quatrième stade placées dans un appareil de 40 cm de diamètre donnent des résultats analogues. Dans une expérience toutefois, le groupement réalisé après une heure se maintient pendant toute la journée (de 9 h. 10 à 17 h. 50) et se retrouve le lendemain à 7 h. 30.

Si on recommence l'expérience avec 5 larves IV dans un appareil de 40 cm de diamètre, en plaçant 2 morceaux d'*Ageratum* diamétralement opposés au lieu de 4, le phénomène est identique.

Dix larves IV mises en présence de 5 appâts sur un cercle de 80 cm de diamètre se groupent également. La dispersion semble alors moins rapide. Des larves groupées (9 sur 10) à 13 heures, le restent jusqu'à 16 h. 30. Au-dessus d'un certain seuil, les dimensions du contenant ne

jouent donc aucun rôle dans le regroupement, mais un grand appareil est favorable au maintien du groupement. Il aurait été bon d'agrandir l'appareil, mais plus ses dimensions augmentent, plus il est difficile de le placer dans une zone isotrope quant à la lumière. Dans les expériences précédentes et celles qui suivent, l'appareil se trouvait placé à l'ombre d'un bâtiment, sous un diffuseur de lumière de papier calque double maintenu sur un cadre de bois de 30 cm de haut, le tout étant posé sur le sol; des fenêtres latérales permettaient de faire les relevés (*fig.* 18).

Pour éviter la dispersion après le groupement, nous avions modifié les expériences en disposant des cloisons de carton, incomplètes, verticales. Quatre expériences, toutes négatives, mettent alors en évidence le rôle de la vision dans le rassemblement des larves.

Nous avons à nouveau modifié l'appareil (*fig.* 19) en créant des logettes périphériques réunies par des galeries radiaires aboutissant dans une loge centrale par où arrivaient les larves. L'ensemble des cloisons de rhodoïd était transparent.

Le groupement est alors assez long à s'effectuer. *Opérant avec* 10 *larves IV*, après trente minutes d'expériences, nous notons les nombres suivants dans les loges n°s 1, 2, 3, 4 : 5 larves, 3, 2, 0.

Après une heure dix, nous avons la disposition suivante : 3-4-2-0 (une larve se déplaçant dans un axe).

Après 1 h. 40 : 3-5-2-0.

Après 3 h. 20 : 1-6-1-0 (2 se déplacent).

Après 6 h. 20 : 1-7-1-0 (1 se déplace).

Après 7 h. 50 : 1-7-1-0 (1 se déplace).

Après 9 h. : 0-9-1-0.

Le groupement est alors presque total, les larves vont ainsi rester groupées la nuit suivante. Le noyau de 5 larves du début va persister la journée entière et la nuit suivante, sans qu'aucune larve ne s'échappe.

Expérience avec 5 larves : Elles se regroupent toutes après trente minutes dans une seule logette et restent groupées pendant vingt-quatre heures, après quoi 2 larves quittent le groupe pour y revenir immédiatement. Au cours d'une expérience identique, il faut attendre six heures pour trouver les 5 larves réunies. Deux autres expériences nous donnent un groupement de 4 sur 5 et 4 sur 4 presque immédiat.

D'après ces expériences qui toutes conduisent à un groupement plus ou moins rapide, nous pouvons parler d'interattraction chez le *Zonocerus*. En étudiant en même temps l'effet de groupe, nous avions constaté que 2 larves suffisaient à constituer un groupe; nous avons alors recommencé quelques expériences en n'utilisant plus que 2 larves dans un appareil réduit à 2 logettes.

Dans une première série d'expériences, nous plaçons 2 larves dans un tube débouchant dans le couloir faisant communiquer les 2 logettes. Dans 70,2 % des cas (188 larves expérimentées), les 2 larves partent vers le même compartiment.

Dans une deuxième série d'expériences, nous plaçons une larve dans un des compartiments au hasard et une larve dans le tube. Sur 89 larves, 67 se dirigent vers la larve en place, soit 75,2 %.

Nous trouvons des chiffres assez significatifs, les mêmes pour tous les stades, différents de ceux d'une répartition due au hasard, en faveur d'une interattraction. Ces chiffres sont cependant encore relativement faibles, ce qui peut être dû à des imperfections de l'appareil.

Nous avons là une série d'expériences qui met en évidence l'interattraction chez *Zonocerus*. Il subsiste cependant un problème. Les insectes de Cuille, Lecomte, Ledoux, Lhoste restent groupés après s'être rassemblés tandis qu'avec le *Zonocerus* au laboratoire, nous *assistons souvent à une dispersion qui suit de plus ou moins près le regroupement*. Il est alors bon de réduire la durée de l'expérience car nous avons affaire à des insectes beaucoup plus actifs que les *Forficules* ou les *Cosmopolites* et qui se trouvent dans des conditions trop différentes de celles où elles sont dans la nature. Les résultats se ressentent-ils peut-être de cette contrainte.

Nous avons essayé de lever cette difficulté en recommençant les expériences dans la nature.

2° Dans la nature : Le dispositif que nous avons employé est simple (*fig.* 20). Nous isolons une surface d'un massif uniforme d'*Ageratum* ou de Ricin par une allée bêchée de 50 cm environ et dans cette surface, nous dispersions des larves de *Zonocerus*. Nous avons répété l'expérience dans des surfaces différentes. Nous avons toujours obtenu des résultats identiques qui sont les suivants :

Pendant deux jours, il se forme de nombreux petits groupes de 3 à 4 larves, puis ces groupes se scindent et au bout de quatre à cinq jours, sont tous absorbés par un groupe qui prend immédiatement plus d'importance, et nous retrouvons une forte majorité de larves dans une surface très réduite, à l'intérieur de la surface destinée à l'expérience.

Le 28 août 1951, à 15 heures, nous semons le plus uniformément possible 100 larves I dans une surface de 6 × 4 m. Toutes sont parfaitement isolées les unes des autres, plus ou moins enfoncées dans la couche d'*Ageratum* haute de 50 cm. Le 29 au soir, on aperçoit des petits groupes de 3 et 4 larves épars dans tout le rectangle. Les larves les plus proches les unes des autres se sont rapprochées pour donner ces petits groupes. Le 30, même observation, les groupes atteignant alors 4, 5 et parfois 6 larves.

Le 1er octobre, à 14 heures, nous comptons 67 larves dans un carré de 40 × 40 cm. Le 2, le même groupement subsiste ainsi que les jours suivants. Nous ne trouvons qu'une seule larve dans la surface en dehors

de ce carré. Parmi les 67 larves comptées, d'autres sans doute se cachent sous les feuilles et échappent au comptage.

Le 2 septembre 1951 à 17 heures, nous commençons une expérience analogue en lâchant 350 larves I, II, III, IV sur le bord d'un chemin couvert de *Centrosema*, sur une bande de 1 m de large sur 20 m de long.

Le 5 nous retrouvons 201 larves dans un carré de 80 × 80 cm et 98 dans un autre carré identique situé à 1 m du premier, avec entre eux un sentier; sur le reste de la surface, nous ne comptons que 5 larves.

Le 2 septembre 1951, expérimentant sur Ricin, nous lâchons 140 larves I à 17 heures sur un massif à peu près circulaire, de 10 m de diamètre, haut de 2 m. Le massif est entouré de graminées. Le 3 septembre à 10 heures, on compte 6 larves sur une feuille de Ricin, 10 sur une autre, 25 sur une troisième. Ces feuilles sont dispersées sur le massif. Le soir nous avons un rassemblement sur les graminées bordant les Ricins, la pluie fréquente n'est pas favorable à l'expérience, la température étant plus faible, l'activité est moins grande. Le 8 au matin, la température s'étant élevée, on compte 58 larves sur une seule feuille de Ricin, 15 sur une autre feuille voisine. On trouve 6 larves isolées sur le reste de la surface d'expérience. Les 12, 13, 14, 15 et 16, les larves sont toujours groupées comme le 8. Après huit jours, nous comptons 53 larves sur 3 feuilles voisines.

Le 16 au matin je disperse ces larves dans une surface restreinte au pied du Ricin où elles se trouvaient. Toutes sautent au sol. A 14 heures, on les retrouve assemblées sur les feuilles d'où elles étaient parties. Nous comptons 13-8-18 larves sur ces feuilles. Il reste quelques larves non regroupées. La matinée a été ensoleillée et semble avoir été favorable au regroupement qui s'est effectué assez rapidement. Le regroupement dans ce cas est favorisé par le géotropisme négatif des larves. Elles remontent automatiquement sur le Ricin. Le phototropisme peut ajouter son action et contribuer à la formation rapide du regroupement. La partie inférieure du massif, normalement ombragée, laissait passer un faisceau lumineux à l'endroit où les feuilles ont été mangées partiellement par les larves y ayant séjourné plus d'une semaine. A cela s'ajoutait le thermotropisme, la température étant supérieure au sommet du massif. Aussi ce regroupement rapide, s'il est favorisé par l'interattraction, dépend de nombreux autres tropismes.

Le 17 à 7 heures, dans la même expérience, on trouve les larves sur 3 feuilles : 41 larves, 6 et 4 larves. Nous ne voyons plus de larves non groupées.

Le même jour, à 13 h. 30, on compte 54 larves sur ces 3 feuilles, on lâche alors 12 larves I marquées de rouge sur le pronotum, chacune en un point isolé. Le 19, nous trouvons 4 larves rassemblées avec les précédentes, 2 se trouvent à 1 m 50. Une Mante est alors en train de manger des *Zonocerus* dans le groupe et perturbe le regroupement. De plus, certaines larves ont pu muer et échappent ainsi à l'observation en

se débarrassant de leur vernis. Nous avons supprimé la Mante. Aucune des larves marquées ne s'est, par la suite, regroupée : les mues, la Mante ou d'autres prédateurs ont pu gêner les observations ultérieures.

Nous reproduisons figure 21 la marche du groupement de 50 larves II, III, IV. Le regroupement est total après sept jours. Nous voyons d'abord plusieurs groupes se former, puis le plus important absorbe les uns après les autres les petits groupes initiaux.

Dans une autre expérience nous avions placé 10 larves I, II et III, très groupées au centre, et 50 dispersées dans le reste du massif. Nous aboutissons à la formation de deux groupes (34 et 18 larves) réunissant la presque totalité des larves lâchées. Le noyau initial est totalement négligé au cours du regroupement. Il va se joindre à d'autres reformés à partir de larves dispersées. D'autres expériences identiques nous ont donné les mêmes résultats. Si dans le cas des larves marquées, nous en retrouvons 4 sur 12 parmi le groupe existant sur le Ricin, c'est que ce groupe était établi et a attiré vers lui, comme le fait tout noyau primitif d'un regroupement, les larves qui se trouvaient à faibles distances.

Les deux groupes de 34 et 18 larves sont distants de 3 m 50, il n'y a aucune larve entre eux et la liaison ne peut se faire que lorsqu'ils seront plus près l'un de l'autre, une larve n'en voyant pas une autre à plus de 1 m 50. Les projectiles que nous envoyons à 2 m d'une larve n'influent nullement le déplacement de cette larve, alors qu'à moins de 2 m, ils la troublent nettement. Si le regroupement se fait dans une surface de 6 × 4 m, c'est qu'il existe dans toute la surface, au début au moins, des groupes relativement près les uns des autres.

Nous avons recommencé 12 expériences, sans noyau central pour aboutir 11 fois à un regroupement identique à celui détaillé sur la figure 21.

Dans la 12e expérience, la totalité des larves a disparu immédiatement. A-t-elle été victime de prédateurs ou s'est-elle jointe à une bande importante située à 20 m du lieu d'expérience?

Au cours de ces expériences, nous avons pu noter l'action des conditions extérieures : le regroupement est beaucoup plus rapide par beau temps. Dans ce cas, c'est la température qui influe sur le rythme d'activité seulement des *Zonocerus*.

Nous avons essayé de mettre en évidence les facteurs qui entraient en jeu dans le regroupement.

G. - Facteurs susceptibles d'intervenir dans l'interattraction.

Olfaction : Essayant de mettre en évidence l'attraction des larves par l'odeur de leurs congénères dans un olfactomètre, nous n'avons obtenu aucun résultat positif. Les larves se répartissent dans les deux branches de celui-ci (branche témoin traversée par un courant d'air pur et branche traversée par un courant d'air ayant passé sur un

groupe de *Zonocerus* ou sur un coton imbibé du liquide de la glande dorsale très malodorant pour un odorat humain) en quantités à peu près égales.

Vision : Nous avons alors négligé l'olfaction pour nous intéresser essentiellement à la vue. Une expérience simple semble être concluante.

Nous avons dispersé des larves à yeux vernis sans jamais observer de regroupement. Nous avons alors groupé 25 larves aveuglées sur une seule feuille de Ricin. Jamais le groupement ne subsiste et, en moins d'une heure, la dispersion est totale. En même temps que nous groupions des larves à yeux vernis sur une feuille de Ricin, nous en groupions à yeux non vernis. La dispersion était immédiate, surtout dans le second cas, mais alors que le regroupement ne tarde pas à se faire chez les larves aux yeux non vernis, jamais on ne l'observe dans l'autre cas tant que ces larves n'ont pas mué et par conséquent retrouvé la vue.

L'expérience répétée plusieurs fois a toujours donné les mêmes résultats, aussi l'avons-nous jugée suffisante pour conclure que *la vue, si elle n'était pas le seul facteur intervenant dans l'interattraction, jouait un rôle prépondérant.*

Les résultats des expériences avec cloisonnement de carton dans les appareils cylindriques le laissaient déjà supposer.

En observant les déplacements latéraux et verticaux quotidiens, on constate que la géotaxie entre en jeu avec la vue dans ce regroupement. Les larves montant chaque soir sur les sommets des plantes les plus hautes, à l'endroit où elles se trouvent, sont beaucoup plus visibles pour leurs congénères, et se voyant, il leur reste peu à faire pour se rassembler. On peut donc diviser le travail aboutissant au regroupement en deux parties bien différentes :

1° L'ascension sur les parties les plus hautes des plantes sous l'action d'une géotaxie négative et du rythme d'activité journalier;

2° Le regroupement proprement dit que commande l'interattraction sous la dépendance de la vue.

Il est un fait important à signaler, ici aussi bien que dans les migrations : une larve se déplaçant entraîne celles qui la voient dans le même mouvement. Le regroupement comme les migrations sont d'ailleurs tous deux le résultat de déplacements.

Résumé :

Bien que l'interattraction ait fait l'objet de très nombreux travaux, on n'a guère réalisé d'expériences sur elle, tout au moins dans le cas des Acridiens; pourtant tous les auteurs familiers des Acridiens migrateurs évoquent l'interattraction comme une de leurs caractéristiques les plus nettes. Sur *Zonocerus*, diverses expériences de laboratoire prouvent qu'il peut exister une attraction mutuelle aboutissant à la

formation de groupes instables. Sur le terrain, l'interattraction est manifeste et se trouve essentiellement sous la dépendance de la vue. Tout *Zonocerus*, placé à moins de 2 m d'un autre, a tendance à s'en rapprocher.

V. MIGRATIONS

A. Généralités.

1° Définition d'une migration : « Il faut considérer comme insectes migrateurs, des insectes qui se déplacent pendant une période quelconque de leur vie, d'une façon active, dans une direction déterminée. Une véritable migration représente un déplacement plus étendu que celui que les insectes peuvent effectuer pour la recherche journalière de leur nourriture, et sans retour au point de départ. » (Chopard, 1942).

« Le premier pas vers la migration semble être constitué par le grégarisme. Cette propension à former des groupes plus ou moins compacts d'individus de la même espèce n'est évidemment qu'un des caractères des insectes migrateurs et il n'en faut pas conclure que tous les insectes grégaires doivent effectuer des migrations. Il semble légitime par contre, de dire que les insectes migrateurs doivent se rencontrer avant tout parmi les formes grégaires et que leur premier caractère est l'instinct d'agrégation. »

Nous avons parlé, dans le chapitre précédent, de la formation de ces groupes qui se manifeste chez le *Zonocerus*.

2° Définition d'une petite migration : Il y a lieu de distinguer alors les « petites migrations » des « grandes migrations ».

Les insectes petits migrateurs appartiennent à des espèces qui, après s'être groupées, effectuent des déplacements de faibles amplitudes, dont la cause première semble être souvent la recherche de nourriture. (Chopard).

Certaines chenilles (de *Pieris brassicae*, de *Pyrameis cardui*, de *Lymantria dispar*...) peuvent se déplacer parfois en rangs très serrés, pouvant former une véritable couche de plusieurs centimètres d'épaisseur, effectuant ainsi de petites migrations, à la différence des processionnaires qui, elles, reviennent au point de départ. Il existe des insectes petits migrateurs dans tous les ordres d'insectes.

Chopard parlant des Acridiens petits migrateurs traite des *Zonocerus elegans* et *variegatus*. « Toujours commun, ce Criquet se montre extrêmement abondant certaines années et il occasionne alors d'importants dégâts dans toutes les cultures, surtout aux bananeraies; mais ses dégâts sont localisés, car malgré son abondance, il ne se déplace jamais à de grandes distances. »

Il en est de même de *Calliptamus italicus* et *Dociostaurus maroccanus*.

A côté de ces insectes à migrations toujours réduites, il en existe « dont les déplacements ne se bornent pas à passer d'un champ à l'autre ou à gagner quelques kilomètres mais leur permettent une rapide extension sur des espaces immenses, souvent même au-dessus des mers, d'un continent à l'autre ».

Nous avons observé les déplacements du *Zonocerus* durant deux années en basse Côte d'Ivoire. Nous allons voir quels sont les facteurs qui guident ces déplacements, et leurs ressemblances et différences avec ceux des Acridiens migrateurs. D'après les renseignements bibliographiques que nous possédons concernant les Acridiens typiquement migrateurs, il semble que les processus qui commandent et guident leurs déplacements soient peu différents.

B. Étude des Migrations du *Zonocerus*.

1° Généralités : Les quelques auteurs qui parlent du *Zonocerus* citent ses micromigrations. Golding, l'auteur qui en traite le plus longuement, indique la direction constante de ses migrations, d'abord vers l'Est, puis à la fin de la saison sèche, après un revirement de cette direction, les sauterelles reviennent alors à leur point de départ. Ces migrations, dit-il, se feraient à des distances parfois considérables.

Il suffit d'observer le *Zonocerus* dans la nature pendant un temps suffisamment long, pour se rendre compte que ces migrations existent, mais si elles sont très importantes à Ibadan (Golding), jamais en basse Côte-d'Ivoire nous n'avons observé de migrations à très grandes distances. Les groupes de larves que nous avons observés n'ont jamais parcouru de distances supérieures à quelques centaines de mètres (500 à 800 m). Jamais non plus nous n'avons noté de retour des larves au point de départ. Nos observations semblent être en accord avec les faits relatés par Chopard. Dans le cas qui nous intéresse, le milieu s'y prêtait peut-être mal, les larves étant en quelque sorte enfermées dans une plantation au milieu de la forêt.

Les observations que nous avons faites nous permettent de dire qu'elles dépendent surtout du *relief du terrain* et qu'elles sont guidées aussi par *l'abondance ou le manque de nourriture appropriée*. L'âge des sauterelles joue aussi un grand rôle. En étudiant une telle migration, deux points importants sont à résoudre : pourquoi l'insecte part-il et par quoi est-il guidé dans ses déplacements?

Nous allons décrire quelques exemples de migrations-types. Nous essaierons, d'après eux, de voir quels sont les facteurs qui interviennent alors.

2° Observations dans la nature. Description du terrain ou nous avons fait nos observations : Celui-ci consistait en une plantation d'ananas limitée à l'est par la lagune Ebrié, et sur les autres côtés par la forêt ou par un taillis de 2 à 4 m de hauteur (*fig.* 22).

Une grande partie était à peu près plane; les dénivellations y atteignaient moins de 2 m, et elle se trouvait en moyenne à 30-32 m au-dessus du niveau de la lagune. L'autre partie, très accidentée, comprenait une dépression à 1 m d'altitude, divisée en deux par un mamelon avec, de part et d'autre, 2 cols. Partout autour, sauf du côté de la lagune et vers une étroite dépression (50 m de large) au sud, le terrain se terminait par une pente abrupte.

A l'intérieur de la plantation, se trouvaient des petites surfaces non cultivées, débroussées, où la végétation consistait en graminées et en buissons. Entre les observations de la première et la deuxième année, quelques modifications y ont été apportées. Ces modifications

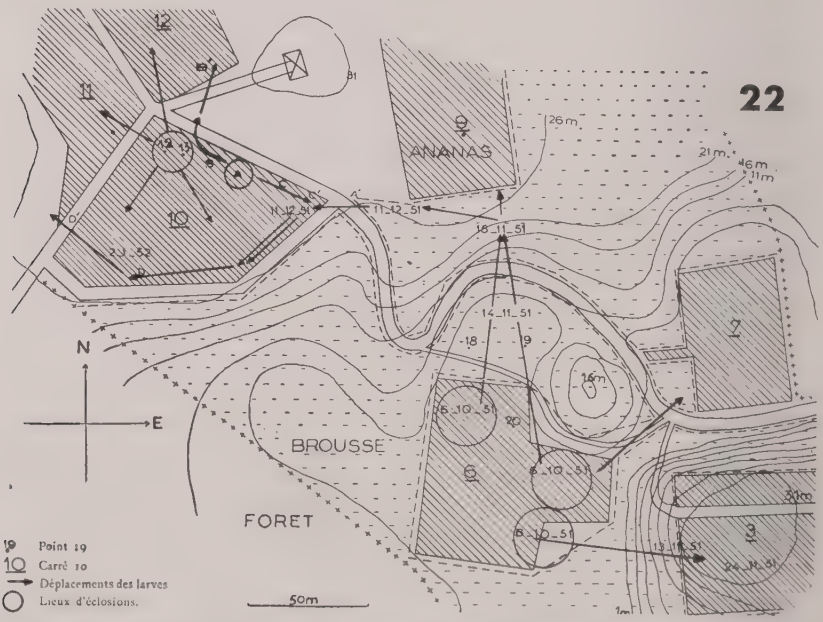


FIG. 22 : Plan du lieu de nos observations. Point 19; carré 10; déplacement des larves; lieux d'éclosion.

dans la végétation n'ont eu aucune répercussion sur les déplacements, comme le montrent les relevés de 1950 et ceux de 1951. Dans la plantation, restaient quelques palmiers à huile isolés, tous de très grande taille.

Pour y suivre les migrations du *Zonocerus*, nous parcourions régulièrement les différents carrés d'ananas à raison d'au moins deux fois par semaine. Les déplacements étant toujours faibles entre chacune des observations, nous pouvions facilement suivre ceux-ci et retrouver la provenance des larves à chaque position.

OBSERVATIONS EN TERRAIN ACCIDENTÉ (*fig.* 22 et 23), *premier exemple :* Le 6 octobre 1950, nous observons de nombreuses éclosions dans le carré 6, en divers endroits ainsi qu'aux points 18, 19, 20, dans la brousse avoisinante. Ces éclosions vont durer un mois et demi environ. Nous reproduisons sur la figure, la répartition des larves avant qu'aucun déplacement n'ait eu lieu. Un mois après, les larves sont à 10 m près au même endroit ; nous voyons toutefois chaque groupe prendre une direction différente et s'éloigner les uns des autres. Deux groupes (A) et (C) s'orientent vers la plus grande pente la plus proche, un troisième (B) s'engage en partie vers un col, l'autre partie partant avec (C).

Au cours des observations ultérieures, nous trouverons toujours des larves et plus tard des adultes en ces mêmes endroits, mais en nombre de plus en plus petit. Ce sont ceux qui fourniront ce carré 6 en larves l'année suivante. Le 14 novembre 1950, de nombreuses larves ont quitté le carré d'ananas et sont passées dans la brousse (points 18 et 19). Elles ont parcouru, depuis le 8 novembre, environ 30 à 50 m. Nombreuses sont celles qui se sont arrêtées au bord du chemin où elles deviennent de plus en plus denses. A cet endroit, la coupe du terrain suivant la ligne de plus grande pente est représentée sur la figure 31. On observe quelques larves isolées qui sautent sur le chemin pour franchir le bord abrupt en suivant des plantes rampantes. Elles vont rejoindre quelques petits îlots qui l'ont déjà franchi et qui se regroupent sur la végétation au-delà du chemin. La pente du terrain à cet endroit est très forte. La végétation est identique de part et d'autre. Dans d'autres endroits, nous avons fait quelques marquages avec des couleurs diverses pour suivre le sens exact des migrations, là où des confusions auraient pu être possibles. Mais ici ce n'était pas nécessaire, les environs étant dépourvus de larves. Le 15 novembre, tous les groupements du 14 en forment un seul plus haut sur la pente. En une journée, les larves ont parcouru 20 à 40 m. L'interattraction favorisée par le géotropisme, a conduit ces larves à un regroupement rapide.

Le phénomène se produit identique tous les jours pendant trois mois, jusqu'au 10 janvier 1952. Les larves se regroupent au sommet après s'être arrêtées quelques jours. De là elles partent dans deux directions différentes, certaines suivant la crête de la côte, les autres partant perpendiculairement à cette direction, avançant vers des Ananas sur une surface plane, pour s'arrêter à 100 m de là. Celles qui suivent la crête vont arriver à nouveau à un chemin devant lequel elles vont faire un rassemblement important. Traversant ensuite, elles se joindront en partie à une autre bande, le reste gagnant des Manioes, à proximité, à un niveau légèrement inférieur. Le 8 janvier 1951, nous trouvons des larves et des adultes sur tout le long de ce parcours, depuis le carré d'Ananas 6 jusqu'au carré 10, et dans la brousse à l'extrémité de ce dernier.

Durant ces trois mois de migrations, la pente au-dessus du chemin a été débroussée et plantée en Ananas. Pendant quelques jours, aucune larve n'était visible en cet endroit, un groupement de plus en plus considérable se formant au bord du chemin. Cet arrêt dans le déplacement des larves lors du débroussement montre l'importance de la végétation mais aussi de la géotaxie qui finit par faire monter les larves même en surface dénudée. La progression des premières larves parties continue en suivant la crête, au bout du carré 10, puis arrivant à 30 m du rideau de taillis, elles obliquent à droite pour suivre les rangées d'Ananas, et gagner la brousse moins haute, à l'autre extrémité des rangées d'Ananas, partant alors à 90° de la direction précédente. A partir de ce moment, nous comptons de nombreux adultes et les Sauterelles sont restées groupées. Le déplacement de la bande est à peu près terminé, les adultes devenant matures vont choisir un lieu de ponte.

Nous avons observé des larves de Zonocerus durant 3 générations, partant du même point, toutes ont suivi exactement le même trajet, ne s'en écartant pas de 10 m.

Deuxième exemple de migrations en terrain accidenté : Les larves partaient du même carré d'Ananas, mais de la position A. Le chemin parcouru est indiqué sur la figure n° 22. Elles ont pris une direction à peu près perpendiculaire à celles des précédentes, montant encore suivant la ligne de plus grande pente comme dans le cas précédent. Après un mois, les larves se sont légèrement approchées du bas de la côte et traversent la lisière de la brousse à 100 m au-dessus le 13 novembre 1950. La progression continuera dans les ananas du carré 3. Elles s'arrêteront après avoir parcouru 150 m sur des buissons, à l'état adulte, pour pondre. L'année suivante, nous y trouverons de nombreuses éclosions.

Troisième exemple : Partant du sentier entre 6 et 3, les larves suivent cette fois, tout en montant, les bords du sentier ; elles gagneront ensuite le carré 3 où elles pondront, également sous un buisson.

Quatrième exemple avec même point de départ : Les larves partaient du même carré 6, mais de la position B. Là, elles se trouvaient devant l'entrée d'une dépression avec de part et d'autre une forte pente, devant et derrière un carré d'ananas. Dans ce cas, elles ne gravissent plus la pente, mais s'engagent dans « le col » pour gagner le carré 7.

Le même phénomène s'est reproduit identique pendant trois générations dans chacun de ces cas.

Observations en terrain plat (*fig.* 22), *cinquième exemple :* Nous avons observé également des éclosions nombreuses dans le carré 10, à l'ombre d'un palmier, aux points 12 et 13, durant la même période de 1950. Le 8 novembre, les larves y sont très denses et nous comptons parmi elles de nombreuses larves du 3e stade. Nous marquons alors de

rouge le prothorax de plusieurs dizaines de larves III, prises au hasard parmi les larves occupant l'extrémité de la 3e rangée d'Ananas, à partir du chemin. Le 13 novembre, nous trouvons parmi de nombreuses larves, une larve rouge sur le 2e rang du carré 12 à 12 m du point de départ, et 2 sur le 2e rang du carré 10 à 5 m du point de départ. Les larves ont donc parcouru 5 à 12 m en cinq jours. Entre les carrés 10 et 12, se trouve un chemin de 5 m de large. Les larves qui accompagnent celles marquées ne peuvent venir d'ailleurs qu'en 12 et 13, si nous considérons la répartition des larves auparavant.

Le 18 novembre, les larves les plus avancées ont traversé 3 rangs d'Ananas. Nous trouvons des larves marquées sur les rangs 1, 2, 3, 4 du carré 12. Le 24 novembre, les larves sont au même endroit. Pour pouvoir les suivre plus longtemps, nous les marquons alors de blanc; les premières marques disparaissent avec les mues.

Le 27 novembre, elles sont parties dans deux directions opposées, les unes se trouvent sur la rangée 6 du carré 10, les autres sur la rangée 12 du carré 12; elles ont parcouru de 12 à 25 m. Le 1er décembre, elles ont parcouru 25 et 30 m. Le 2 décembre, la progression a repris rapidement dans le carré 12, et les larves ont parcouru respectivement 25 et 50 m dans les carrés 10 et 12. La différence entre les deux distances parcourues est-elle due à la présence de végétation dominant les Ananas en bordure du carré 12? Le 4 décembre, en 12 et 13, les larves deviennent rares, elles ont donc mis deux mois à évacuer totalement le lieu. Parmi les dernières larves partant, on trouve des larves III, IV, V et VI. Ce n'est donc pas l'âge qui a maintenu les larves en place pendant cette période.

Pendant que deux bandes partaient dans deux directions opposées, à partir du même point, une troisième bande se formait et partait vers le carré 11, dans une direction perpendiculaire à celle des deux autres bandes. Un mois plus tard, ces trois bandes ont parcouru respectivement 80, 80 et 50 m, se répartissant alors en divers lieux de ponte qu'elles ne quitteront plus.

Sixième exemple: Des larves marquées de vert (en A) dans le même carré 10, sont, elles aussi, parties dans deux directions opposées, les unes suivant la bordure du carré d'ananas, vers (B), les autres vers (C). Les larves partant vers (B) vont se joindre aux larves partant de 12 et 13 et suivre celles-ci dans leur déplacement. Les larves partant de (A) vers (C) changeront également de direction en (C') en se joignant à une bande importante venant de (A') et partant vers (DD').

La bande ACC' aurait théoriquement changé de direction en arrivant en C' même si elle n'avait pas rencontré l'autre bande, mais dans ce cas, elle aurait pu partir vers A' aussi bien que vers D. On peut donc supposer que le sens de déplacement de l'autre bande lui est imposé. *Jamais, en effet, dans les déplacements de Zonocerus, nous n'avons observé une larve se déplaçant dans une direction opposée à celle de la bande, un Criquet suivant toujours d'autres Criquets.*

La progression continue alors de C' vers D puis D'. En D, c'est la forêt à gauche et devant qui impose cette courbe aux déplacements, les larves parties de A vont donc se déplacer cette fois dans une direction opposée à leur direction initiale.

Septième exemple : Un exemple typique de départ en étoile nous est fourni dans un endroit également plat, dans le carré 14 où les larves gagnent indifféremment la brousse voisine haute de 1 à 2 m ou bien se répandent sur les ananas du carré où elles se trouvent.

Étude des facteurs qui commandent ces déplacements.

Une larve qui se déplace, marche ou saute. Si elle marche, elle suit toujours la même direction. Quand elle saute, elle tombe orientée dans une direction quelconque, elle rétablit alors immédiatement sa position en se tournant pour repartir exactement suivant la même direction. Le même phénomène caractérise les migrations des Acridiens grands migrateurs et se traduit par une constance dans la direction du déplacement admise par tous les observateurs.

Le mot *bande* que nous employons convient mal au *Zonocerus* car le déplacement se fait petit à petit et au cours d'une observation de courte durée, il passerait certainement inaperçu. Quelques individus seulement se déplacent en même temps, et d'une façon très clairsemée. Un groupe, même petit, peut mettre quinze jours et plus (nous en avons vu mettre deux mois) à quitter un endroit et s'acheminer vers un voisin. *Ceci est une différence considérable avec les déplacements effectués par les larves d'Acridiens migrateurs où les déplacements d'une bande de Criquets aptères très nombreux sont très rapides* (Chopard).

Quand nous parlons des déplacements du *Zonocerus*, c'est toujours de larves qu'il s'agit. Différents auteurs ayant montré les analogies entre les déplacements des larves et ceux des adultes, nous les comparerons indifféremment à ceux des larves et adultes des Acridiens migrateurs en précisant chaque fois de quel cas il s'agit. Il est évident qu'ici l'orientation des Acridiens en vol n'est guère à considérer. Nous n'en rappellerons que les traits essentiels.

L'âge : Les jeunes larves sont sédentaires. Ce n'est qu'à partir du troisième stade et même du quatrième, que l'on peut noter des déplacements autres que ceux nécessités par la recherche de nourriture. A partir de ces stades, une bande de *Zonocerus* ayant encore à l'endroit où elle se trouve une nourriture abondante, va quitter ce lieu pour se déplacer peu à peu, jusqu'à l'âge adulte.

Toutefois des larves II et III se trouvant dans une bande en train de se déplacer peuvent suivre le déplacement au moins partiellement. Pourquoi ces larves jeunes sont-elles sédentaires alors qu'au cours de nos observations, elles répondent de la même manière aux différents facteurs qui semblent intervenir? Nous avons vu également que des larves plus âgées pouvaient rester sur les lieux d'éclosions des mois durant.

NOURRITURE. — La recherche de nourriture peut jouer un rôle quand des larves se trouvent dans un endroit qui est peu pourvu ou dépourvu, et les obliger à partir vers une région où la végétation est plus abondante. Des larves prêtes à se déplacer peuvent cependant quitter un endroit abondamment pourvu en plantes consommées de préférence à d'autres, et traverser des espaces également bien garnis, sans pour cela s'arrêter. Dans l'exemple de migrations 1, les larves quittant la vallée (points 18, 19 et 20) partent vers un endroit où la végétation est absolument identique avant le débroussement. Elles gravissent la pente avant et après; les conditions y sont pourtant très différentes : dans le premier cas la nourriture y est très abondante, dans le second cas elle est réduite aux Ananas nouvellement plantés. Dans le même exemple et dans les exemples 4, 5, 6, les larves franchissent également un chemin totalement privé de végétation. Les larves marquent pourtant un temps d'arrêt avant de le traverser et elles se regroupent. A l'endroit où elles passeront ensuite, nous pourrons les voir toutes le franchir suivant la même direction.

NIKOLSKY (1911) fait des observations analogues et conclut que la nourriture ne joue aucun rôle dans le départ en masse des larves et adultes de Sauterelles et que, pratiquement, elles sont incapables de se nourrir au moins de façon substantielle, tant leur tube digestif est comprimé par les corps gras et les sacs aériens.

GUNN (1948) observant *Schistocerca* et ELLIS (1951) des *Locusta*, relatent les mêmes faits quant à l'action de la nourriture sur leurs déplacements.

Dans l'exemple de migrations n° 6, nous voyons des larves parcourir une distance plus grande (80 m pour 50 m) vers une zone à végétation plus haute. Ceci ne prouve cependant pas que la recherche de nourriture soit en cause. Les larves peuvent, dans ce cas, se déplacer simplement vers l'objet comme elles gagnent la végétation du bord le plus proche quand on les place dans un carré dénudé. Dans ce cas, c'est peut-être le géotropisme qui les guide.

KENNEDY, observant des migrations de *Schistocerca* au bord des oasis, remarque qu'elles sont influencées par la nourriture, l'abri, la température et l'humidité, mais aussi par l'attraction visuelle des arbres et constructions. Quand ils se sont écartés de l'oasis, dit-il, ils y reviennent directement. Il note une attraction évidente le soir car tous les « locusts » se regroupent à l'oasis. Dans cette observation, la part que joue chacun des facteurs est difficile à trancher, la recherche de nourriture peut pourtant ne pas avoir la moindre part.

ACTION DES FACTEURS CLIMATIQUES. — *Hygrométrie :* Nous avons vu dans l'étude des tropismes le faible rôle que joue l'hygrométrie. Les *Zonocerus* étant indifférents au degré d'humidité, celle-ci peut être négligée; nous avons vu, au contraire, son action sur les Acridiens migrateurs.

Température : Nous avons également observé que le thermopreferendum était le même pour les larves de tous les stades et les adultes. Au moment de la localisation des pontes, les femelles pondaient toujours à un endroit qui correspondait rigoureusement à la température préférée par l'insecte (36° à 40°). Si les adultes trouvent à cet endroit une température adéquate, les larves pourront y rester. Elles y restent d'ailleurs un moment durant le mois qui suit l'éclosion mais, par la suite, les conditions de température n'ayant nullement varié, elles le quitteront cependant.

Si la température agit de façon certaine sur l'activité, il est plus difficile d'envisager son rôle dans la constance de direction des migrations.

Action des objets. — *Inanimés :* Nous venons de constater l'action de la végétation, des constructions au bord d'un oasis. Les sauterelles se perchant le soir sont attirées par les objets qui leur serviront de support. Nous avons parlé de cette attraction dans l'étude particulière de la géotaxie. Il se peut qu'elle soit seule en cause, les larves voulant se percher se dirigent vers un objet d'une distance d'autant plus grande que l'objet est plus volumineux. Un brin d'herbe attire les larves d'une distance d'un mètre alors que les adultes prêts à pondre se dirigent vers un buisson, de plus de 50 m. La répartition des éclosions dans le carré n° 3 permet de dire qu'en 1949 toutes les pontes avaient été déposées sous les deux buissons existant dans ce carré. C'est le choix du lieu de ponte qui, dans ce cas, impose le déplacement, le *Zonocerus* pondant toujours dans des endroits où la température varie de 36° à 40°. Dans ce cas, le thermopreferendum et l'attraction par le buisson suffisent à diriger les sauterelles. Dans les exemples de migration en terrain plat, les déplacements étaient plus rapides lorsqu'ils se faisaient en direction de végétation plus grande que la végétation moyenne. Un autre exemple de migration en terrain plat montre l'action d'un rideau de végétation qui fait dévier les larves à plus de 30 m; c'est une véritable répulsion, et le comportement des larves dans les deux cas est alors inversé.

Expérience du carré dénudé (fig. 24) :

Si on place des larves dans un carré dénudé de 4 × 4, entouré de toutes parts de végétation de hauteur homogène, les larves se dirigent toujours vers le bord le plus proche.

Des larves placées en A dans un tel carré, vont partir en étoile, avec peut-être une proportion plus forte dans un sens. Si nous plaçons les larves en B, C, D, ou E, elles partiront chacune vers le bord le plus proche, suivant la flèche du schéma. Reprenant les larves mises en C au moment où elles ont atteint la végétation, et les éloignant progressivement du bord, si nous les lâchons en C' à un mètre du bord, elles continuent à partir dans la même direction. Il faudra les amener très près de l'autre bord, en E, pour qu'elles partent dans une direction

opposée. Ce n'est sans doute pas une question d'apprentissage, mais simplement une tendance à se déplacer suivant une direction constante; nous verrons ultérieurement le rôle que peut jouer le soleil dans ce cas.

Une larve partie de C_1 puis de C_2 et placée en C_3, à 2 m de C_1, part vers B qui se trouve à 1 m d'elle. Dans tous les cas, c'est l'objet qui semble attirer la sauterelle. Quand on écarte la larve de C, elle s'est orientée par rapport à l'objet, et peut-être par rapport au soleil, et elle rejoint C directement, toujours suivant la même direction.

En faisant partir la larve de C_1, la bordure de végétation 2-3 (objet), inhibe l'action de l'autre bordure plus lointaine et celle du soleil, et attire la larve vers elle.

Ce n'est pas la recherche de nourriture qui dirige les larves vers le bord le plus proche, car, si faisant partir les larves d'une distance suffisante, nous plaçons entre elles et la bordure qui les attire une feuille de bananier, de telle sorte que celle-ci ne dépasse pas le niveau du sol, elle est franchie sans hésitation. Ce n'est pas plus la couleur verte qui les attire, la feuille de bananier devrait suffire à faire cesser le déplacement.

Attraction des Acridiens par différents objets : Nous avons vu en parlant de la géotaxie que les larves se répartissaient sur les différents bâtons autour du point de départ, et que le pourcentage de larves qui y montaient dépendait de leur diamètre et de leur espacement.

Les larves seraient donc guidées vers un objet et nous avons vu que celui-ci les attirerait d'une distance d'autant plus grande que l'objet est plus volumineux. La répartition normale des larves le soir sur un buisson et autour de lui le laisse également supposer.

Gunn (1948) note l'action des objets au sol sur l'orientation des *Schistocerca* en vol. Ceux-ci suivraient une ligne droite en se servant comme points de repère, des objets situés au sol qui devraient défiler devant les ommatidies, toujours de la même manière.

Burnett (1951) remarque également que, dans une surface où la végétation est rare, la direction d'un groupe en vol est influencée par la présence d'un bouquet de hautes herbes où les « locusts » souvent vont se percher.

Lea et Webb (1939) mentionnent également que des larves de sauterelles, dérangées dans l'herbe courte, se dirigent directement en sautant vers l'herbe haute, même en passant très près d'un observateur. Il n'observe pas ce fait chez des adultes.

Kennedy (1951) fait de nombreuses observations relatives à l'orientation d'un essaim au départ et en vol. « He suggested that optomotor reactions to the sun, to their follows, and to the movement of the substrate are of importance in determining and maintaining the orientation of flying locusts ».

Le soleil pourrait d'ailleurs jouer le rôle d'un objet, et son déplace-

ment apparent ne suffirait pas à faire dévier les bandes, qui, progressivement, corrigeraient leur direction de vol par rapport à la rotation du soleil (KENNEDY).

Nous venons de voir quelques cas où la végétation semblait guider les larves, en les attirant comme le fait tout objet. En étudiant l'hygropreferendum, nous avons vu que cette attraction pouvait être due, simplement chez les Acridiens grands migrateurs, à un hygrotropisme positif. Pour le *Zonocerus*, ce n'est pas le cas, celui-ci étant indifférent aux variations d'humidité.

Parfois cette végétation agit en sens inverse et sa présence seule peut suffire à faire dévier des bandes de larves ou d'adultes. Nous en avons un exemple au n° 6. Les larves et adultes suivant l'extrémité du carré 10 vont changer de direction et partir perpendiculairement en longeant les rangées d'ananas, quand elles approchent le rideau de la forêt atteignant 5 à 6 m de hauteur. Si l'on observe la répartition de cette espèce de sauterelles que l'on ne trouve jamais en forêt, on peut admettre que c'est la forêt seule (et peut être le microclimat qu'elle crée) qui fait dévier les *Zonocerus*. Le thermomètre et l'anémomètre ne permettaient pourtant pas de trouver une différence, pas plus que la cellule photoélectrique, dans la zone où les Criquets changent de direction.

CHOPARD relate un fait analogue avec un essaim en vol *(Schistocerca)* qui ne survole jamais la forêt équatoriale.

Un essaim en vol ou marchant voit toujours les objets à distance, ceux-ci sont des points de repère à peu près certains. Il suffit d'observer un *Zonocerus* se déplacer vers un objet, même très petit, posé sur une surface plane, nue, ou une bande allant vers un buisson isolé au milieu d'un carré d'ananas uniforme, pour se rendre compte que ces objets sont perçus à distance. S'il arrive un moment où il n'y a plus d'objet en vue, le soleil seul peut suffire de repère, et celui-ci ne se déplace pas d'un angle tellement grand, même en une demi-heure et plus, pour qu'un essaim se guidant par rapport à lui puisse dévier d'une façon sensible. Ils peuvent d'ailleurs corriger leur orientation au cours de la rotation de l'astre, et même s'ils ne le font pas, en un temps assez court, ils ne se sont pas éloignés tellement de leur direction initiale.

Il est bien rare qu'en cette demi-heure les sauterelles n'aient pas en vue un autre objet, végétation ou accident de terrain.

L'expérience des draps de couleurs étendus sur le sol montre, par les perturbations qu'elle provoque sur le vol des sauterelles, qu'elles sont capables de repérer, même à distance importante, la présence de nombreux jalons sur leur parcours.

Objets animés : Il est certain, de nombreux auteurs l'ont déjà signalé, que les objets animés sont vus par les insectes beaucoup plus facilement que des objets inanimés. On arrive alors aux réactions dites

optomotrices qui jouent certainement un très grand rôle dans l'interattraction et qui sont, avec elle, à la base de la formation des bandes de sauterelles.

Arrivant même doucement à plus de 10 m des *Zonocerus*, il est curieux des les voir tourner autour de leur support pour se dissimuler à la vue de l'observateur.

Imitation : Vayssière, en 1921, observait qu'un adulte de *Dociostaurus maroccanus* prenait le vol quand un autre Criquet volant passait au-dessus, tandis que le passage d'une pierre lancée ne provoquait pas le départ. Il pensait alors que l'insecte était capable de distinguer la qualité des vibrations de l'air au moyen de ses organes tympaniques. Il est certain que le Criquet en vol fait plus de bruit (et un bruit différent) qu'une pierre lancée.

C'est ce que constate de Lepiney (1928) avec des Locusts aveuglés. Ils répondent à l'approche tandis que des sauterelles normales placées derrière une glace ne bougent pas. Dans le cas de l'expérience de Vayssière, la vision ne jouerait-elle pas un rôle? De nombreuses observations ultérieures ont montré l'importance de l'imitation, en particulier dans la formation et le départ des essaims.

D'après Uvarov, « there is no doubt that vision is fairly good in these insects, but it seems that they mainly see moving objects. One can cautiously approach a sitting grasshopper without disturbing it, but one sudden movement of the arm is sufficient to send it flying... »

Un essaim volant au-dessus d'un autre, dit-il, peut provoquer le départ de ce dernier qui va se joindre à celui en vol. La réunion de plusieurs essaims semblables peut ainsi provoquer la formation de bandes très importantes.

Chauvin observe cet instinct d'imitation avec *Dociostaurus* et *Calliptamus* qui, souvent, est mêlé aux déplacements larvaires de la première espèce.

Chopard relate le même phénomène à propos de migrations de libellules avec qui on peut trouver des insectes très différents.

Chopard, à propos également des Acridiens migrateurs, écrit : « Dès leur éclosion, les bandes se réunissent en bandes plus nombreuses, montrant ainsi leur instinct grégaire déjà très développé. Outre cette tendance à rester étroitement groupés, ces insectes se caractérisent par le fait que chacun d'eux est amené d'une façon, pour ainsi dire automatique, à répéter les mouvements exécutés par ses voisins.

Ces deux caractères, interattraction et imitation sont, chez les larves et adultes, le point de départ des migrations.

Un adulte (ou une bande) prenant son vol entraîne avec lui plusieurs adultes (ou plusieurs bandes) qui se trouvaient à proximité.

Burnett observe ce phénomène d'imitation chez *Nomadacris septemfasciata.* « Un nombre d'observations sur *Nomadacris* contri-

buent à faire penser à une reconnaissance mutuelle. » Un exemple semblable est cité par Lea et Webb (1939) qui virent des « locusts » partir à 600 m d'un feu, suivant ceux qui partaient de la zone en feu. C'est le même instinct d'imitation qui, le soir, conduit les sauterelles en vol à se poser toutes en même temps et au même endroit, la géotaxie les fait ensuite monter aux plantes.

Gunn (1948) constate chez *Schistocerca* cette même imitation faisant partir les adultes d'un même essaim simultanément, et servant aux sauterelles à se déplacer parallèlement en bandes dans une direction commune.

Kennedy (1951) observant *Schistocerca gregaria* note aussi l'importance de cette imitation dans le comportement des grégaires de cette espèce. Il cite la « mutual activation » et la « mutual attraction » reconnue également par Chauvin chez *Dociostaurus maroccanus* (1947).

Cette stimulation par le mouvement ne se ferait sentir que chez les insectes prêts à partir. « Les premiers déplacements, dit-il, n'affectent d'abord qu'un nombre relativement faible d'individus; beaucoup restent groupés sur les pierres, sans être entraînés par leurs congénères; on constate que le mouvement de la main s'agitant assez rapidement à une distance de 1 m 50 provoque le saut chez les Criquets en marche, et non chez ceux qui se trouvent sur les pierres; il est nécessaire d'approcher la main à moins de 50 cm pour faire sauter ces derniers... Peu à peu, cependant, la majorité des criquets est entraînée dans le mouvement que suivent même des orthoptères d'autres espèces. »

Volkonsky (1942), par quelques expériences dans la nature, montre que l'interattraction des grégaires est visuelle; il l'attribue à « une réaction visuelle de réorientation qui consiste à ramener l'image d'individus frères dans la partie antérieure de l'œil composé ». Il distingue cette réaction de celle qui est responsable du déplacement parallèle. « Une stimulation optomotrice entre individus marchant parallèlement et qui ne persiste que tant que l'image stimulante se trouve située dans la moitié antérieure de l'œil composé. »

Il attribue la cohésion des bandes de grégaires à l'action jointe de ces deux réactions.

« L'errance apparaît ainsi comme l'extériorisation de stimulations motrices réciproques, contrebalancée par une interattraction des individus. »

Le même phénomène se reproduit identique chez *Zonocerus variegatus*, avec cependant une cohésion beaucoup moins grande.

Une larve sautant entraîne dans sa course les larves qui la voient. Les bandes sont beaucoup moins denses et la migration n'est pas aussi spectaculaire que chez les Acridiens migrateurs. Il en résulte, malgré tout, un déplacement dans une direction unique, la même pour toute la bande. Nous verrons pourtant des exceptions en terrain plat: à

partir d'une bande, il peut s'en former plusieurs, mais il subsiste malgré tout à l'intérieur de chacune d'elles, cette cohésion qui caractérise les Criquets.

Expérience du projectile : Essayant de mettre en évidence l'action que joue la vision d'une larve se déplaçant, sur une larve au repos, nous avons imaginé d'envoyer au-dessus d'elles des projectiles de leur taille, répétant en quelque sorte l'expérience de VAYSSIÈRE.

Les larves étaient alors placées sur un sol nu et plan. Les projectiles étaient envoyés de telle manière qu'ils tombaient dans le champ de vision de celles-ci. Nous les envoyions à l'aide d'un long tube de verre formant sarbacane, d'une distance de 3 à 4 m. Pour inhiber l'action possible de l'expérimentateur, nous plaçions dans une position symétrique par rapport à la larve, une autre personne. Le peu d'expériences que nous avons faites (50 larves) nous ont permis de préciser les faits suivants :

— Un objet qui saute est vu par les larves qui l'entourent jusqu'à une distance de 1 m 50 en sol nu;

— Les larves prêtes à partir, voyant leurs congénères se déplacer, s'orientent immédiatement par rapport à celles-ci et sauteront, droit devant elles, mais à la différence des Acridiens migrateurs, au bout d'un temps qui peut être assez long. Elles partent ainsi dans la direction de la larve qui est partie auparavant. Une larve n'étant pas prête à sauter pourra perdre sa direction de marche en recherchant de la nourriture par exemple; mais d'autres larves, prêtes à partir, ayant conservé l'orientation convenable, serviront à leur tour d'élément orientant. Dans toutes les expériences que nous avons faites, les larves partaient dans la direction de la bûchette en faisant au plus avec celles-ci un angle de 20° à droite ou à gauche. Cet écart n'est pas très important car les larves font au maximum quelques bonds successifs en une journée, après quoi elles s'arrêtent pour une journée ou plus. Le regroupement sur la végétation, chaque soir, permet à la bande de reprendre sa cohésion. Comme pour les Criquets migrateurs, une bande de *Zonocerus* occupe dans la journée une surface beaucoup plus grande, jusqu'au triple de celle qu'elle occupe durant la nuit.

Signalons que la bûchette n'était pas toujours envoyée dans la même direction par rapport à l'expérimentateur, le tube étant courbé à son extrémité permettait d'envoyer des projectiles dans des directions presque perpendiculaires.

FUSION DES BANDES : Sous l'action des mêmes stimuli, l'interattraction et l'imitation, que KENNEDY qualifie de « gregarious inertia », deux bandes arrivant à la rencontre l'une de l'autre fusionnent et partent dans une même direction. Nous en avons un exemple typique au n° 6. Une bande suivant la crête de la côte fusionne avec une bande venant du plateau et l'entraîne avec elle dans son déplacement.

Zolotarevsky (1929-1930) observant deux essaims de *Schistocerca* volant en faisant un angle, les voit fusionner et prendre la direction de l'essaim le plus nombreux, au moment et à l'endroit précis où a lieu la rencontre.

Chopard écrit à ce sujet : « Les bandes primaires, lorsqu'elles se rencontrent, ont toujours tendance à fusionner et ainsi se forment ces rassemblements énormes qui comptent des milliers, voire des millions d'individus. »

Action des obstacles. — Le problème est différent s'il s'agit de larves au sol ou d'adultes en vol. Pour ce qui est du *Zonocerus*, seul le comportement des larves devant les obstacles est intéressant, les adultes se déplaçant très peu, du moins en bandes.

Il semble que c'est leur géotaxie négative qui guide le comportement du *Zonocerus* dans un tel cas. Nous avons vu qu'un objet émergeant si peu soit-il d'une surface plane, attire toujours les *Zonocerus*. Dans l'exemple de migration n° 1, nous voyons les larves franchir une tranche abrupte de terrain au bord d'un chemin, sous l'action seule du géotropisme, semble-t-il.

Nous les avons également vus se diriger vers la végétation du bord le plus proche d'un carré dénudé, de même qu'ils grimpaient sur les bâtons plantés sur une circonférence autour des larves. Il semble que ce ne soit pas là des obstacles, mais plutôt des objets dont ils profitent. Etant donné son géotropisme négatif, pour le *Zonocerus* les vrais obstacles ne peuvent être que des fossés. Jamais nous ne l'avons vu dans de telles conditions.

Les observations faites par Chauvin sur *Dociostaurus* (1947) montrent un comportement différent. Cette sauterelle, en effet, au cours d'une migration, descend généralement les pentes alors que le *Zonocerus* monte toujours, d'autant plus directement que la pente est plus grande. Plaçant de front un obstacle (murette), l'observateur note une déviation à droite ou à gauche et ceci d'autant plus loin que l'obstacle est plus haut et plus large. Un obstacle allongé parallèle à la direction générale paraît, par contre, sans aucun effet, même s'il porte une ouverture de 15 à 30 cm de large.

De Lepiney note cependant la fusion de deux bandes par delà un obstacle, même opaque. L'observation étant faite dans un climat à degré hygrométrique très faible, il se peut que l'hygrométrie l'emporte sur le géotropisme.

L'expérience de Volkonsky que nous avons relatée en étudiant la géotaxie n'est peut-être, elle aussi, que sous la dépendance d'un tropisme?

Kennedy (1951), observant *Schistocerca*, remarque qu'il s'arrête ou passe par un col mais ne s'élève pas par-dessus un massif montagneux élevé. De même lorsque *Schistocerca* arrive au bord de la mer, il oblique à droite ou à gauche pour suivre la côte mais ne poursuit pas sa

progression dans la direction initiale. Il y a là certes de nombreuses modifications de climat (température et degré hygrométrique) qui peuvent suffire à imposer ces changements de direction. Nous avons vu également le rôle que joue une lisière de forêt sur les essaims de *Schistocerca*.

L'action des obstacles est peut-être différente chez les essaims en vol et chez ceux au sol, qui ont alors besoin d'un substrat tandis que les premiers éprouvent le besoin de voler et perçoivent de plus loin les obstacles quels qu'ils soient.

Action du soleil. *Observations diverses :* « Beaucoup d'insectes se déplacent relativement aux sources lumineuses (comme le soleil), de sorte que leur corps fasse avec elles un angle constant. Les fourmis exploratrices que l'on enferme à l'obscurité jusqu'à ce que le soleil se soit déplacé d'un certain angle, suivent, lorsqu'on les libère, un chemin qui fait le même angle avec la nouvelle position du soleil, mais qui les égare et les éloigne de la fourmillière. Ajoutons que les variations subites de position de l'astre sont seules à les désorienter et qu'elles savent les compenser lorsqu'elles sont très lentes et graduelles, comme sous les conditions normales. Brun (1914). Les abeilles se comportent de la même façon (Chauvin).

Ce sont là des exemples typiques où l'*orientation, par rapport au soleil, est certaine*. L'avis des auteurs sur le rôle de ce facteur dans l'orientation des acridiens est parfois bien différent, voire même opposé, les uns disant que les sauterelles s'orientent par rapport au soleil, les autres le niant.

De Lepiney (1928) fait des observations sur des essaims de *Schistocerca* : il note qu'ils volent vers le soleil, mais ceci semble s'appliquer à des vols courts.

Gunn (1948) fait des observations identiques, les *Schistocerca* ne volant toutefois pas toujours vers le soleil, mais pouvant partir à angle droit avec sa direction. Il admet qu'il pourrait y avoir une orientation par rapport au soleil pour des durées relativement courtes : après quoi, l'insecte devrait corriger sa direction, le soleil ayant tourné.

Burnett (1951) observant *Nomadacris septemfasciata* note l'importance que joue le vent sur le déplacement des bandes larvaires, mais il admet qu'en son absence, la « sun-compass-reaction » démontrée chez *Schistocerca* par Kennedy (1945) joue un rôle qui n'est pas négligeable.

Waloff et Rainey font des observations sur des essaims de *Schistocerca*, mais dans leurs observations entrent également deux facteurs, le vent et le soleil, dont il est difficile de séparer les actions respectives. De leurs observations, nous pouvons déduire que les insectes d'une même espèce, s'orientant par rapport au soleil, peuvent le faire suivant un angle différent. Les larves ou adultes corrigeront leur position par rapport à cet angle initial, ils n'en émigreront pas moins pour cela en ligne droite. Les Abeilles et les Fourmis, dont nous

avons parlé, n'ont pas pour chaque heure de la journée un lieu de prospection différent leur permettant de voir le soleil toujours sous le même angle; il est reconnu néanmoins qu'elles s'orientent par rapport à lui. Aussi est-on obligé d'admettre qu'elles corrigent leur orientation par rapport à cet astre, au cours de ces déplacements.

Expériences mettant en évidence l'action du soleil : Jusqu'ici nous n'avons parlé que d'observations; KENNEDY, en 1945, voulut expérimenter à l'aide d'un miroir et envoya l'image du soleil dans une bande de *Schistocerca* passant à l'ombre d'un arbre. Aussitôt, il nota une réponse des Acridiens qui modifiaient leur position par rapport au miroir. L'expérience était de courte durée et on peut objecter que les sauterelles placées à l'ombre au moment de l'expérience répondaient à un choc lumineux. KENNEDY objectait lui-même que le soleil tournant dans la journée, si les Criquets s'orientaient par rapport à lui, ils devraient décrire un demi-cercle chaque jour. Dans la nature, il n'en est rien; on remarque, au contraire, la constance de la direction des déplacements. Cela ne suffit pas pour conclure que le soleil ne joue aucun rôle, car on peut se demander comment les criquets s'orientent en l'absence de tout autre élément orientant. A la suite de ces expériences avec le miroir, KENNEDY écrit : « They provide some indication that the orientation of flying migrants may also depend partly on a light compass reaction to the sun. » Il remarque que cette action du soleil et du vent était identique chez les isolés et chez les groupés.

CHAUVIN (1947) observant des déplacements de larves de *Dociostaurus maroccanus*, objecta lui aussi que le soleil tournant, il était difficile d'admettre son rôle dans l'orientation des Acridiens. « On n'a vu, dit-il, qu'exceptionnellement des déviations en accord avec le mouvement solaire. » Les résultats de ses expériences avec la boîte métallique ou la boîte de bois semblent être en faveur de cette critique, à priori du moins. Des sauterelles placées dans la boîte au milieu d'une bande émigrent dans le même sens que la bande, la boîte étant recouverte d'une plaque de verre. S'il tourne la boîte à 90°, les larves qui sont à l'intérieur corrigent leur direction de marche, même si l'ombre de l'observateur est projetée sur la boîte. « J'ai observé, dit-il, le 18 juin, sur la route des Sanguinaires, une bande de larves du cinquième stade et d'adultes qui longeaient vers midi une zone où la route est complètement ombragée pendant 150 m, sans pour cela manifester le moindre trouble ou la moindre perturbation dans la direction; or on sait que, lorsque le soleil se dérobe derrière un nuage, les criquets s'arrêtent et paraissent désorientés... On a peine à concilier cet arrêt avec la continuation de la marche sous l'ombre des arbres. » CHAUVIN explique ceci soit par la baisse de température que provoque le passage du nuage, soit par l'importance plus grande de la surface ombragée, une plus grande partie de la bande étant à l'ombre; l'inertie grégaire (KENNEDY) suffirait à maintenir constante la direction dans le cas de l'ombre des arbres.

Nous avons fait des expériences avec *Zonocerus* qui tendent à prouver chez cette espèce du moins que le soleil peut être retenu parmi les facteurs servant à maintenir constante la direction des bandes. Dans le cas des larves de CHAUVIN, en particulier, lorsqu'elles longent une surface à l'ombre d'arbres, elles peuvent momentanément se servir d'autres repères, arbres ou objets à distance, et partant par rapport à eux suivant un certain angle, sortent de l'ombre et retrouvent un facteur de plus pour s'orienter, le soleil, qui, il faut l'admettre, n'est pas le seul agent dirigeant une migration, mais peut, à défaut d'autre objet, suffire à assurer cette constance de direction.

Un essaim stoppant sous l'action d'un nuage se voit arrêter dans sa migration, surtout parce que l'activité générale de l'insecte est modifiée, mais rien ne prouve que l'essaim ne peut poursuivre sa marche; il la poursuit d'ailleurs parfois, l'arrêt n'étant pas une règle générale.

A la suite de diverses expériences avec la boîte métallique, CHAUVIN conclut à une perception des vibrations transmises par les sauterelles extérieures à celles de l'intérieur de la boîte. (Les expériences d'AUTRUM montrent la sensibilité dans la perception de vibrations d'amplitude minime). Ces vibrations pourraient se transmettre même au travers d'une couche de foin, de menues broussailles. Ces expériences permettent de songer à une orientation des sauterelles par les vibrations qui seraient un facteur de plus, mais n'excluent pas obligatoirement le rôle du soleil.

Expérience de la plaque tournante placée dans une enceinte isotrope (fig. 25 et 26). — Une plaque tournante AB est placée à l'intérieur d'une enceinte isotrope comme le montre la figure 25. L'appareil est élevé de façon à pouvoir tourner la manivelle commandant la plaque et suivre les mouvements de la larve sur la plate-forme, et placé loin de toute grande végétation de telle sorte que, de la plaque, il soit impossible de voir autre chose que le soleil.

Nous avons répété l'expérience avec des *Zonocerus* des troisième, quatrième, cinquième stades et des adultes. Tous répondent de la même manière à la rotation que l'on fait subir à la plaque. Quand on place une larve sur la plaque, elle s'oriente par rapport au soleil, le seul repère possible. Si nous tournons la plaque, elle conserve la même position par rapport au soleil en tournant dans le sens inverse du sens de rotation de la plaque.

En plaçant un miroir de façon à envoyer l'image du soleil sur la larve, on peut supprimer cette correction de position, et on peut également, l'appareil restant fixe, faire tourner la larve si elle est à une température convenable, en déplaçant le miroir. Nous avons essayé de faire la même expérience avec des *Locusta* adultes auxquels on avait attaché les ailes, on n'a jamais observé qu'un « basking » typique.

En trente secondes au maximum, lorsque le soleil est visible, la larve achève sa rotation quand on fait tourner rapidement le disque de

180°. Si on le fait tourner lentement, la larve corrige immédiatement sa position.

Lorsqu'un nuage passe entre l'appareil et le soleil, la larve, répondant cette fois à un phototropisme positif, tourne comme si elle voyait encore le soleil. L'œil humain note alors une différence très sensible de luminosité en faveur de la direction du soleil, si le nuage n'est pas trop épais.

Le soleil ayant réapparu, une larve s'est orientée sur le support. Si nous recouvrons l'appareil d'une toile blanche assez épaisse, afin d'obtenir à l'intérieur de l'appareil une lumière diffuse uniforme, la larve ne répond plus aux rotations de son support. En faisant tourner l'appareil immédiatement après avoir posé la larve, la température n'a pas eu le temps de varier plus qu'au passage d'un nuage et on ne peut la mettre en cause dans cette immobilité totale.

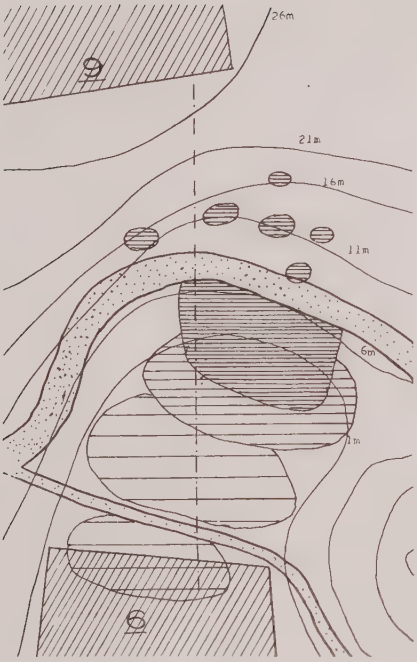
Dans tous les cas, la larve était placée aussi près que possible du centre de la plaque tournante pour qu'elle voie le bord de l'enceinte de tous côtés sous le même angle et qu'il ne puisse lui servir de repère. Ayant choisi cette direction, la larve ne pouvait alors s'orienter qu'avec le soleil. Il peut d'ailleurs jouer le rôle d'un objet qu'elle repère plus facilement à cause de ses propriétés lumineuses.

Action d'un miroir sur une larve au sol (fig. 26) : Une larve se déplaçant suit une trajectoire qui fait avec le soleil un certain angle. Si, pendant ce déplacement, un expérimentateur placé en M envoie vers la larve l'image du soleil à l'aide d'un miroir, la larve s'arrête, puis, plaquée au sol, se balance comme pour choisir parmi les directions Ox et Ox_1. Très souvent, après quelques hésitations, la larve ou l'adulte part vers x_1. Si, à ce moment-là, le miroir se déplace sur un cercle à 4 m de la larve en reculant par rapport à celle-ci, on peut modifier considérablement la trajectoire de l'insecte et l'amener jusqu'à une position perpendiculaire à la première. Si, à ce moment, nous supprimons le miroir, la larve s'arrête et, après quelques hésitations, corrige sa direction et repart normalement.

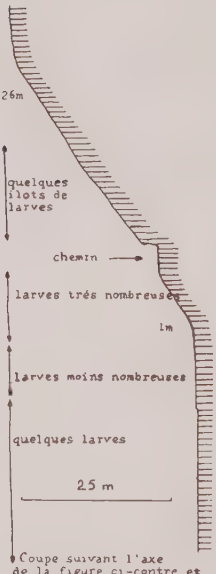
En plaçant la larve à l'ombre et recommençant l'expérience du miroir, elle fut beaucoup moins concluante. L'objet servant à former l'ombre est peut-être un agent perturbateur? Pour garder sa direction constante en se guidant seulement sur le soleil, une larve doit corriger sa direction constamment. Nous avons vu les fourmis le faire et il est

Légende de la Planche V

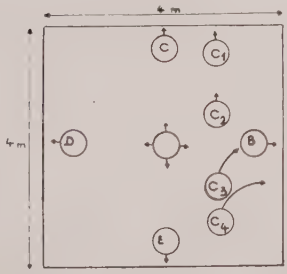
Fig. 23 : Coupe du terrain suivant l'axe de la figure ci-contre et répartition des larves. La densité des hachures est proportionnelle à la densité des larves; Fig. 24 : Expérience du carré dénudé entouré de végétation homogène; Fig. 25 : Expérience du disque tournant enfermé dans une enceinte isotrope; Fig. 26 : Action d'un miroir (M) sur le déplacement des larves.



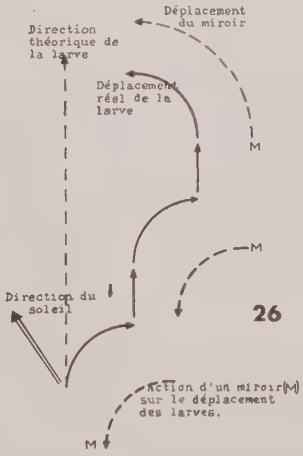
23



Coupe suivant l'axe de la figure ci-contre et répartition des larves.

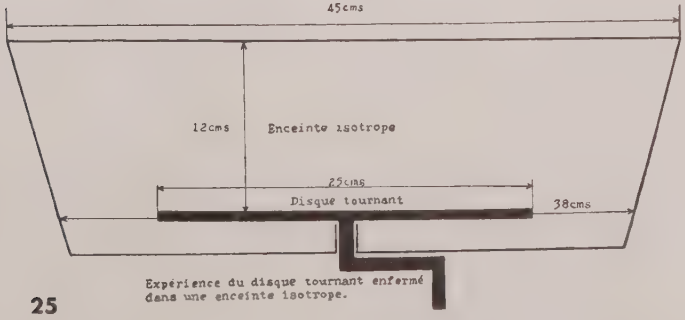


24



26

Action d'un miroir (M) sur le déplacement des larves.



Expérience du disque tournant enfermé dans une enceinte isotrope.

25

permis de supposer que les sauterelles agissent de même. Au cours de déplacements *rapides* de l'astre (à l'aide du miroir) les larves ne font pas de correction et dévient immédiatement, ce qui est très semblable au comportement d'une fourmi. Ces quelques expériences permettent de montrer l'action du soleil dans les déplacements du *Zonocerus*. Celui-ci peut maintenir constante sa direction de marche grâce à la position du soleil. Les larves de plusieurs bandes ne s'orientent pas toutes obligatoirement suivant la même direction, nous en voyons de nombreuses se placer sensiblement face au soleil, se tournant légèrement à droite ou à gauche. D'autres font un angle pouvant atteindre 90°.

Action du géotropisme et du phototropisme. — La même géotaxie caractérisant les larves de tous les stades, on peut se demander pourquoi les jeunes larves du carré 6 ne montent pas les pentes devant lesquelles elles se trouvent.

La pente du terrain joue un rôle certain dans les déplacements de divers Acridiens. Uvarov signale que le Criquet marocain descend toujours vers les vallées.

Siazov (1913) pense qu'il y est attiré par la végétation plus verte tandis que La Baume (1918) attribue ce fait à une manifestation du géotropisme positif.

Chauvin note également avec la même espèce que les bandes larvaires descendent généralement les accidents du terrain, sans toutefois affirmer qu'il s'agit de géotropisme.

Kennedy observe comme Burnett (1944) des essaims de *Schistocerca* franchissant un col et non la ligne des crêtes, ou se posant au bas de la pente si celle-ci est trop importante.

Johnston note que *Locusta migratoria* vole plus haut en pays montagneux qu'en plaine, restant toutefois à une altitude où la température est assez élevée.

Les exemples de migrations du *Zonocerus* n°s 1, 2, 3 montrent l'action de la pente du terrain sur le déplacement des larves. Les larves se trouvent dans ce cas, soit au pied d'une forte pente (1 et 2) soit en face d'un petit col (3). Quand les larves partent au pied d'une pente, elles montent toutes; les larves partant des n°s 18 et 19 se déplacent peu à peu en s'approchant du chemin, se regroupent avant de le traverser et continuent l'ascension de la côte, malgré une pente abrupte (chemin).

Arrivée au sommet, la troupe des larves s'étale à nouveau en étoile, mais sans redescendre.

Durant trois générations successives, les larves partant du même endroit ont suivi exactement le même trajet. Jamais nous n'avons observé de déplacements en descendant cette pente. Une majorité des larves arrivées au sommet suit alors la crête, le reste partant vers un carré d'ananas situé sur le plateau.

Les larves de l'exemple n° 2 partent d'un point peu éloigné de celui d'où partent les larves de l'exemple n° 1. Elles parcourent un trajet sensiblement perpendiculaire pour suivre, elles aussi, la ligne de plus grande pente d'un autre accident de terrain, et se dirigent vers le carré 3 où les adultes pondront.

Les deux points de départ étant très rapprochés, il semble que l'on puisse attribuer cette direction du déplacement à la pente de terrain. Les expériences que nous avons faites avec le panneau incliné nous ont donné des résultats favorables à cette hypothèse. Dans ce cas, il semble que ce soit la géotaxie négative qui conduit chaque fois les larves vers le sommet de la côte. Entre ces deux points de départ, il en existait un troisième, cette fois à l'entrée d'un « col ». La même géotaxie aurait dû faire monter les larves à droite ou à gauche. Il n'en est rien et, de cet endroit, sous l'action du phototropisme, elles s'avançaient droit dans le « col » pour passer dans un autre carré d'ananas. Nous avons fait des mesures de température, degré hygrométrique, vitesse du vent, intensité lumineuse, seul le dernier facteur variait suffisamment pour amener les larves dans cette direction.

Au cours de la journée, nous avons noté en décembre les rapports suivants entre les intensités lumineuses dans différentes directions (voir tableau page suivante).

De 8 heures à 14 heures, les larves ont eu le temps de s'orienter vers ce col (à l'est) en faveur d'une intensité lumineuse plus forte. La plus grande partie de la période d'activité s'est alors écoulée et bientôt elles vont se percher à nouveau pour le repos nocturne. Dans ce cas, nous voyons l'action du phototropisme dominer l'action du géotropisme.

RAPPORTS ENTRE LES INTENSITÉS LUMINEUSES EN FONCTION DE L'HEURE ET DE LA DIRECTION

Heure.....	W	S	N	E
8 h. 15	5,5	6	6,5	7
9 h. 20	9	9	8	9,5
10 h. 30 ...	7,5	8,5	9	9,5
11 h. 25 ...	8	9	6	9
12 h. 15 ...	9	7	9	9
13 h. 55 ...	9	4	7	9
15 h.	10	2	3	4
16 h. 20 ...	6	2	4	6

En terrain plat, les larves partent en étoile, et il est impossible de retrouver, d'une génération à l'autre, une direction commune comme dans le cas précédent. Les groupements s'amenuisent peu à peu, c'est peut-être ce qui conduit les auteurs à dire qu'à partir d'un certain stade, les larves perdaient leur tendance à se grouper. Nous avons vu en parlant de l'interattraction que nous pouvions trouver des groupements importants de *Zonocerus* de tous les stades.

Malgré la dispersion apparente sur terrain plat, il est possible de noter une plus grande proportion de larves qui partent ensemble, formant ainsi plusieurs bandes à partir d'une seule, partant dans des directions diverses. Nous trouverons des larves au point de départ, et partant de là dans trois directions principales, les larves étant rares entre ces trois nouveaux îlots. Les expériences faites dans les carrés dénudés, à partir du centre, nous donnent les mêmes résultats.

Le même phénomène de départ en étoile en terrain plat est également observé dans le carré 14 et sur le terrain de la station de l'O.R.S.O.M. Observant des *Zonocerus* partant des mêmes endroits lors des générations suivantes ou d'endroits voisins, il fut impossible de retrouver les mêmes directions de migrations. Ce départ en étoile en terrain plat est une preuve de plus de l'action de la géotaxie lors de l'ascension des pentes.

Un problème se pose alors; les larves quittant régulièrement le carré 6, comment celui-ci est-il réapprovisionné en larves à chaque génération? Il est certain qu'il reste toujours des traînards qui peuvent parfois être assez nombreux. Nous avons observé également dans le carré n° I des larves se déplaçant vers la brousse et gagnant la dépression qui aboutit au carré n° 6; celles-ci se trouvant à un moment donné en un terrain plat émigrent obligatoirement vers le carré n° 6, la forêt les empêchant de continuer leur progression en ligne droite, la lagune se trouvant de l'autre côté.

Notons les différences entre les distances parcourues qui sont beaucoup plus importantes en pente qu'en terrain plat (500 m et plus pour 80 m en terrain plat).

Action du vent : Comme l'écrit Chauvin (1947) à propos des larves de *Dociostaurus* : « On ne peut mettre en évidence aucune relation entre la direction du vent et le mouvement des bandes. Cela n'a d'ailleurs rien d'étonnant si l'on songe (avec Kennedy) à l'extrême faiblesse du vent près du sol, et surtout au milieu des plantes. Sa vitesse ne dépasse que très rarement 1 m/sec, et encore sa direction générale est-elle perpétuellement troublée par des tourbillons dus à la proximité des objets. »

Les mêmes objections peuvent certainement être faites quant à l'action du vent sur les déplacements des larves de *Zonocerus* au sol, et même des adultes, car ils sont très mauvais voiliers et se déplacent rarement en volant.

Le départ en étoile en un endroit plat semble suffire à le démontrer, le vent ayant une direction fixe sur une surface restreinte.

Les déplacements suivant une direction perpendiculaire des deux bandes partant du carré n° 6 sont une autre raison de croire que les vents ne jouent aucun rôle.

Il n'en est pas de même en savane, où la courbure de la végétation due au vent impose un sens de marche aux sauterelles, celles-ci se déplaçant de tige en tige (Bredo 1947, Lea et Webb 1939, Michelmore 1947).

Le vent, par son action mécanique, joue aussi un rôle sur la mise en activité des sauterelles en remuant les branches, le matin, alors qu'elles sont encore au repos.

L'action beaucoup plus certaine du vent se manifeste lorsqu'il s'agit d'essaim en vol. Celui-ci a des répercussions sur la direction du vol, sa vitesse, sa hauteur (Zimin 1934 avec *Calliptamus;* Waloff et Rainey 1951, Gunn 1948, Kennedy 1951 avec *Schistocerca*).

D. Résumé et conclusion.

1° Les migrations du *Zonocerus* diffèrent fortement de celles des Acridiens migrateurs par leur *extrême lenteur*, une larve ne parcourant qu'un petit nombre de mètres par jour, le *groupement très lâche* des individus en migrations (ils peuvent se tenir à plusieurs mètres les uns des autres);

2° Elles se rapprochent de celles des grands migrateurs par la très *grande constance de leur direction* qui peut se maintenir pendant plusieurs jours et *rester plusieurs années de suite la même* sur le même terrain, pour des bandes évidemment différentes (le même phénomène a été signalé chez *Dociostaurus* et d'autres Acridiens) et le rôle de *certains agents orientants* tels que le soleil, la pente du terrain et les objets élevés au-dessus de l'horizon;

3° Les *Zonocerus* sont attirés par les objets élevés isolés (comme les *Schistocerca*) mais ils fuient la lisière de la forêt, dans laquelle on ne les trouve jamais; d'autres facteurs que les facteurs visuels entrent alors probablement en jeu;

4° Parmi les facteurs qui *commandent les déplacements* on doit ranger *l'âge*, les jeunes larves étant sédentaires, et les migrations ne se produisant qu'à partir du 3e et du 4e stade (elles se produisent dès le 1er chez les Criquets grands migrateurs qui peuvent rester toutefois étroitement groupés pendant les jours qui suivent l'éclosion). La *recherche de nourriture ou la quête des plantes préférées* ne paraît pas jouer, pas plus que chez les Acridiens grands migrateurs; l'hygrométrie n'a aucun rôle pas plus que la température (qui influence pourtant très nettement le choix des lieux de ponte): le vent n'a aucune influence décelable.

5° Mais les *objets animés ou inanimés* ont une influence essentielle. Les objets élevés les attirent d'une distance d'autant plus grande qu'ils sont plus volumineux. Une larve qui saute, ou un projectile lancé par l'expérimentateur, provoquent une réorientation immédiate dans le sens du saut ou du projectile.

6° *L'orientation par rapport au soleil* est également très nette. On peut le trouver en plaçant les *Zonocerus* sur un disque tournant lentement au milieu d'un cylindre à parois élevées et uniformes qui leur cache le paysage. L'insecte compense alors la rotation pour garder la tête vers le soleil. L'expérience du miroir réfléchissant les rayons du soleil réussit comme chez *Schistocerca* et provoque une déviation.

7° *La pente du terrain* (géotaxie) joue un rôle très net, les insectes tendant toujours à suivre la ligne de plus grande pente; c'est au point qu'on peut deviner leur route d'avance et que les bandes la suivent parfois d'une année sur l'autre, avec moins de 10 m de déviation.

8° Mais il n'est pas beaucoup plus facile d'expliquer le mécanisme de la migration et surtout sa constance de direction chez *Zonocerus* que chez les grands migrateurs. Toutefois, certains phénomènes sont en quelque sorte grossis chez *Zonocerus:* action du soleil, action des objets élevés au-dessus de l'horizon, influence de la pente par exemple. Mais aucun pris isolément n'est déterminant; le départ en étoile sur terrain plat en est une bonne preuve. On pourrait admettre alors que le guidage dépend d'une constellation de stimulis (le soleil n'est que l'un d'eux) dont l'équilibre tend à s'incliner dans une direction ou dans l'autre. Comme les *Zonocerus* y voient très bien, il semble naturel de donner la prédominance aux facteurs visuels. Il faudrait admettre aussi une influence de la mémoire avec empreinte (« imprinting ») (Prägung) de la direction fixée une fois pour toutes à un stade sensible, au moment où commencent les migrations. Cela paraît possible pour le *Zonocerus* dont les déplacements sont très restreints et qui peut connaître les accidents principaux du paysage où il passera sa vie (on sait d'ailleurs qu'une telle connaissance de lieu est infiniment précise et instantanée). On pourrait même admettre que l'imprinting ne caractérise qu'un certain nombre d'individus particulièrement sensibles. Les autres suivraient plus ou moins passivement. Si des congénères tendent à dévier, la « gregarious inertia » très nette chez *Zonocerus* (fortement stimulée par la vue de ses congénères), tendrait à la rétablir.

Mais une telle explication ne peut servir à comprendre les mouvements des grands migrateurs car leur comportement est parfois trop différent. Les larves commencent en effet à émigrer dès leur naissance et les déplacements les plus importants ont lieu à l'état adulte.

VI. — EFFET DE GROUPE

A la suite de nos observations sur le comportement du *Zonocerus variegatus* et des ressemblances que nous avons trouvées avec les

PLANCHE VI

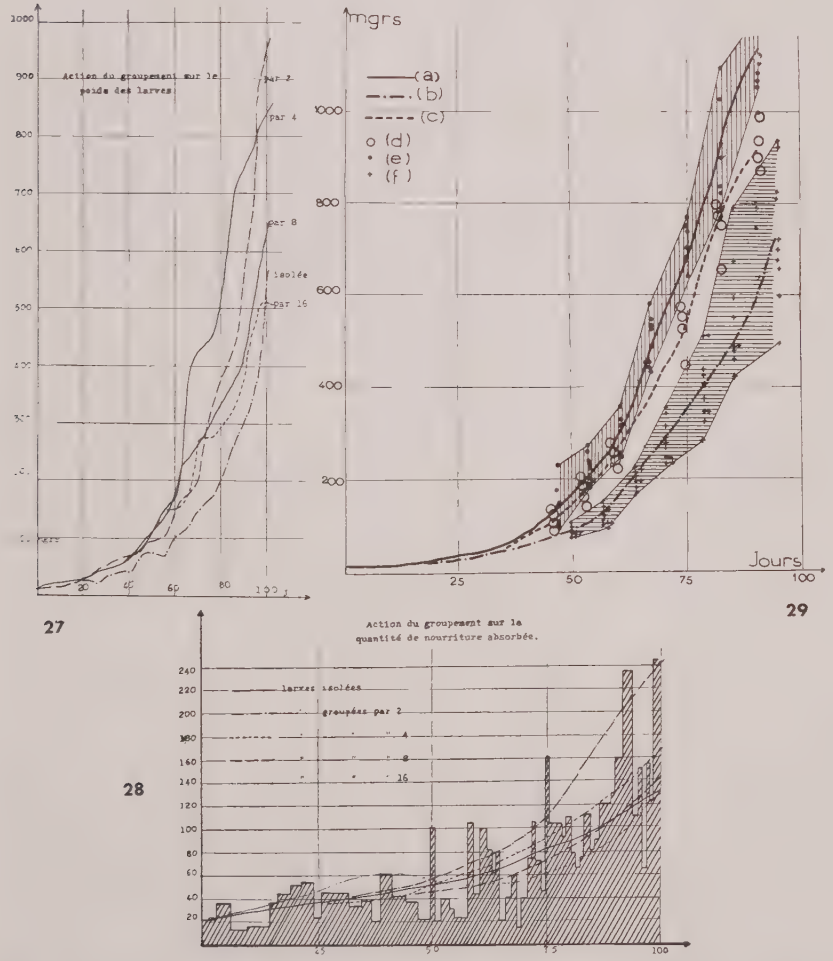


FIG. 27 : Action du groupement sur le poids des larves; FIG. 28 : Action du groupement sur la quantité de nourriture absorbée; FIG. 29 : Dispersion des poids des larves au cours de la croissance. *(a)* Moyenne des poids des larves élevées par groupe de 2; *(b)* Moyenne des poids des larves élevées isolément; *(c)* Moyenne des poids des larves élevées par groupe de 4; *(d)* Poids moyens de 4 larves élevées par groupe de 4: *(e)* Poids moyens de 2 larves élevées par groupe de 2; *(f)* Poids moyens de 2 larves élevées isolément.

Acridiens grands migrateurs, il était logique de chercher si le groupement ou l'isolement de cet insecte pouvait avoir des répercussions sur la morphologie, la coloration, la physiologie de cet insecte petit migrateur, en un mot savoir si nous retrouvions chez lui le phénomène des phases défini par Uvarov (1920). C'est ce que nous avons fait en étudiant l'effet de groupe chez *Zonocerus* (Vuillaume). Nous reproduisons ici les principaux résultats obtenus au cours de nos recherches.

Action sur la durée du développement et sur la mortalité :

Nous voyons dans le tableau ci-dessous que le groupement a une action très nette sur la durée du développement du *Zonocerus*. Les larves groupées par 2 (dans des bocaux d'un litre ou dans des cages de 3.660 cm³) sont celles dont la vie larvaire est la plus courte. L'action de masse se fait sentir à une densité très faible et il suffit de 4 larves au lieu de 2 pour voir la durée de développement passer de 102 jours à 103,13. Elle est de 105,05 avec 8 larves et 110,5 avec 16 larves. Si l'on considère la mortalité, on remarque également l'action de la masse, les larves à partir d'une certaine taille se gênent et la mortalité augmente avec la densité de population.

Conditions d'élevage	St. I	II	III	IV	V	VI	Total	Mortalité
Larves isolées	25	15,8	14,6	17,6	17,2	29,8	115	
1 par 2	19,5	14,5	15	16	17	19,5	102	10 %
1 par 4	18,9	15,2	15,1	16	17,57	20,2	103,13	10 %
1 par 8	20,4	15,3	15,6	16,3	17,1	20,1	105,05	26 %
1 par 16	20,4	15,1	17	16	19,5	22,5	110,05	38,2 %

Durée des stades en fonction du groupement.

Action sur la quantité de nourriture absorbée et sur le poids des larves au cours du développement :

Nous avons reproduit sur deux courbes différentes ces deux valeurs en fonction de l'âge, elles varient dans les mêmes proportions, et comme le montrent les figures 27, 28 et 29, la quantité de nourriture absorbée et le poids des larves sont maxima pour les larves groupées par 2. Nous retrouvons ici encore l'effet de masse que nous avons déjà signalé. Ces résultats sont analogues à ceux que Chauvin a obtenus chez *Schistocerca gregaria*.

L'accumulation de graisse dépend également du groupement. Les larves groupées par 2 sont celles qui, huit jours après la dernière mue, ont accumulé le plus de réserves.

C'est surtout au 1er stade que l'action du groupement ou de l'isolement est importante; il est à noter cependant l'existence d'une véritable crise que subiraient les larves au 4e stade, moment où se développent les ébauches alaires. Les larves groupées dès leur naissance et isolées à ce 4e stade se comportent sensiblement comme celles isolées toute leur vie.

Si le groupement est favorable au développement au cours des premiers stades, on note une inversion du phénomène chez les larves des 5e et 6e stades. Ceci explique la tendance à se disperser que nous avons quelquefois constatée chez les larves âgées.

Les larves isolées puis groupées ensuite se développent normalement comme des larves groupées dès leur naissance. Seul persiste le handicap qu'elles ont acquis au cours de l'isolement.

Nos expériences nous ont montré que cet effet de groupe dépendait de stimulis visuels mais aussi tactiles. Seuls les *Zonocerus* peuvent stimuler d'autres *Zonocerus*. La présence d'un *Locusta* est sans action.

VII. — CONCLUSION GÉNÉRALE

Au terme de notre étude, nous nous proposons de rappeler brièvement les différences et les analogies de comportement entre le *Zonocerus*, Acridien petit migrateur, et les grands migrateurs.

1° Le *Zonocerus*, très polyphage, est caractérisé par un développement embryonnaire long (200 jours) avec diapause avant que le développement de l'œuf ait commencé. La vie larvaire dure 100 jours (6 stades). Les adultes sont sexuellement mûrs un mois après la dernière mue. Les œufs, très résistants, sont déposés en de véritables pondoirs, toujours à l'ombre de végétation.

2° L'étude du thermo- et du photopreferendum et de l'activité au laboratoire ne nous a pas apporté de résultats très importants, mais nous a seulement permis d'éclairer le comportement du *Zonocerus* sur le terrain, tout au moins dans une certaine mesure. Ainsi le thermopreferendum gouverne le choix des lieux de ponte, mais non les déplacements sur le terrain (une zone plus chaude n'est pas préférée, pas plus que chez les grands migrateurs). Le photopreferendum, l'attraction par certaines couleurs et les préférences alimentaires ne jouent comme chez les grands migrateurs qu'un rôle subordonné et préside tout au plus au choix des lieux de station à la fin du jour et dans certains cas. Quant à l'activité, malgré les relevés à l'actographe, elle est énormément plus faible sur le terrain que chez les grands migrateurs.

3° Plus importants à notre sens sont les résultats de notre étude des géotaxies. Cette question de la montée sur les plantes le soir et de la descente au matin, a fait couler beaucoup d'encre à propos des grands migrateurs. On rapporte généralement ce comportement au thermotropisme, en commettant à notre sens une double confusion : d'abord

il ne peut s'agir d'un tropisme qui comporte une orientation vis-à-vis d'une source de chaleur définie; or de pareils tropismes sont très rares, s'ils existent, chez les insectes, et dans le cas des Acridiens, n'entre en jeu que la chaleur diffuse des masses d'air et du sol, ensuite et surtout nos expériences prouvent que la chaleur ne joue qu'*un rôle déclenchant et non directionnel;* avant la montée sur les plantes, en particulier, le *Zonocerus* est spécialement stimulé par la présence d'un objet élevé au-dessus de l'horizon, mais cette réaction ne prend toute sa force qu'à une certaine température qui la déclenche; or de telles réactions sont très répandues chez les insectes (Hundertmark), chez les Acridiens en particulier (Johnston). Il s'agit donc d'un comportement plus complexe qu'on ne le supposait; voilà un cas où l'étude d'un petit migrateur permet, pensons-nous, d'éclairer le comportement d'un grand migrateur, chez qui d'autres réactions et la vitesse des déplacements peuvent masquer le phénomène.

4° Nous croyons également présenter les premières expériences systématiques sur l'interattraction chez les Acridiens; beaucoup d'auteurs l'y ont signalée, sans expérimenter; nous démontrons l'insuffisance des expériences de laboratoire pour parvenir à l'intelligence du phénomène, l'activité générale des animaux s'y trouvant trop fortement perturbée. Mais des observations très détaillées sur le terrain, appuyées d'expériences, nous ont montré très clairement que l'interattraction était à point de départ visuel. Les *Zonocerus*, comme la plupart des Acridiens sont doués d'une vue assez bonne et sont en particulier très sensibles aux mouvements de leurs congénères. Tout *Zonocerus*, en voyant sauter un autre, se dirige vers lui et le groupe ainsi formé est très stable. C'est là un deuxième point où le *Zonocerus* pourra servir à la compréhension du comportement des grands migrateurs.

5° Plus complexes sont nos résultats sur les migrations. Elles nous ont paru dépendre surtout de la pente du terrain, de la stimulation par des objets élevés et aussi du soleil. Tous ces facteurs donnent une direction de migration très constante; on a décelé aussi leur influence chez les Acridiens migrateurs. Mais alors que le *Zonocerus* se déplace relativement très peu pendant sa vie et reste somme toute pendant de longues périodes dans le même paysage, on connaît la rapidité de progression des bandes larvaires des grands migrateurs. C'est pourquoi nous avons proposé pour rendre compte de la constance de la direction, une hypothèse qui ne s'applique qu'au *Zonocerus* et probablement pas aux grands migrateurs : nous supposons qu'il existe un stade sensible dans les jeunes stades au cours duquel l'individu « se fixe un but à atteindre », probablement un accident de terrain particulièrement remarquable, un grand arbre éloigné, etc. Il cherchera au cours de sa lente progression, jour après jour, à y parvenir, en prenant notamment comme point de repère le soleil, et tout en étant perturbé par la pente du terrain à laquelle il est très sensible. Seuls peut-être certains indi-

vidus manifestent cette constance de direction qui serait, suivant notre hypothèse, une « constance de but ». Mais comme les *Zonocerus* sont très sensibles à ce que font leurs congénères rapprochés, ils suffiraient à entraîner la bande.

Nous croyons que le déterminisme des migrations des grands migrateurs est assez différent, et qu'un autre facteur émerge chez eux. Nous ne savons lequel. Les observations de CHAUVIN sur les *Dociostaurus* de Corse montrent qu'ils se rapprocheraient, au point de vue de la direction de migration, plus des grands migrateurs que du *Zonocerus*.

6° Quant à l'effet de groupe du *Zonocerus*, il l'éloigne plus qu'il ne le rapproche des grands migrateurs. Nous croyons qu'il s'agit d'un effet de groupe banal, où ne se manifeste à peu près rien des phénomènes si caractéristiques résultant du groupement chez les grands Acridiens.

Nous pensions pouvoir rapprocher le *Zonocerus* des grands Acridiens. Nous croyons l'en avoir plutôt éloigné, bien qu'il nous ait servi comme nous l'espérions à éclairer certains traits du comportement de ceux-ci. Mais notre conclusion sera qu'une étude du comportement d'autres Acridiens petits migrateurs serait extrêmement utile, car il doit exister toute une gradation entre les grandes espèces ravageuses et les Acridiens complètement solitaires.

BIBLIOGRAPHIE

1918. BAUME (A. LA) : Die Heuschreckenplage und ihre Bekämpfung (*Monog. Angew. Ent.* Berlin 3, 1918).

1920. BREDO : Contribution à l'étude de *Zonocerus variegatus* (*Bull. Agri. Congo belge* XI n° 4, 1920).

1945. BREDO (H.J.) : Note sur les individus de *Nomadacris septemfasciata* vivant isolément (*J. Ent. Soc. S. Afr.* S. 8 : 60-70).

1929. BROWN and HATCH. : Orientation and « flight » reactions of whirligig beetles (*Gyrinidae*) (*J. Comp. Psychol.* 9, 159-89).

1914. BRUN (R.) : Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientiersproblem im allgemeinen (*Jena*).

1951. BURNETT (G.F.) : Field observations on the behaviour on the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* SERVILLE) in the solitary phase (*Anti-locust Bull.* 8. London. 1951).

1936. BUTLER (G. F.) and INNES (J. M.) : A comparaison of the rate of metabolic activity in the solitary and migratory phases of *Locusta migratoria* (*Proc. R. Soc. Lond.* B. 119 : 296-304).

1941. CHAUVIN (R.) : Contribution à l'étude physiologique du Criquet Pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires (*Ann. Soc. Ent. Fr.* 1941, CX p. 133-272).

1943. CHAUVIN : Deux appareils pour l'étude de l'activité des petits animaux (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, p. 53-56. 1943).

1947. Chauvin : Observations et expériences sur les facteurs qui contrôlent le déplacement des bandes larvaires du Criquet marocain *(Dociostaurus maroccanus)* (*Ann. des Epiphyties.* T. XIII. Année 1947).

1948. Chauvin (R.) : Physiologie de l'Insecte (Paris).

1949. Chauvin : Sur le preferendum thermique des insectes. I. Les techniques d'études du thermopreferendum (*Physiologia comparata.* T. II. 1949).

1952. Chauvin et Lecomte (J.) : L'étude du comportement se réduit-elle aux tropismes ? (*Bull. de Psycol.* Tome V. 1952, p. 4-9-443).

1931. Chevalier (A.) : Les déprédations des sauterelles en Afrique-Occidentale française (*Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.* N° 115-116).

1938. Chopard (L.) : La biologie des Orthoptères (Lechevallier. Paris).

1942. Chopard (L.) : Les migrations animales (Editions : L'avenir de la Science).

1935. Chopard (L.) : Le phénomène des phases existe-t-il à un état rudimentaire chez certains Orthoptères ? (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 26 : 269-271).

1950. Cuille (J.) : Recherches sur le Charançon du Bananier, *Cosmopolites sordidus (Fruits et Agrumes coloniaux.* 1950).

1950. Darchen : Activité exploratrice chez *Blattella.* Sous presse.

1951. Ellis : The marching behaviour of hoppers of the African Migratory Locust *(Locusta migratoria)* in the laboratory (*Anti-locust Bull.* n° 7. London 1951).

1935. Félix (J.) : Acridiens nuisibles dans la région côtière de la Guinée française (*Agron. colon.* Août 1935, n° 212, p. 33-44).

1940. Golding : Notes on the Variegatus Grasshopper : *Zonocerus variegatus* in Nigeria (*Bull. Ent. Res.* : 30 pt, pp. 543-550. 1940).

1922. Grasse (P.P.) : Etude biologique sur le Criquet égyptien *(Orthacanthacris aegyptia)* (*Bull. Biol. Fr. et Belg.* Vol. 56, p. 545-578).

1922-23. Grasse (P.P.) : Sur le phototropisme de quelques Criquets (*C.R. Soc. Biol.* 89 : 898-899).

1950. Grasse (P.P.) : Structure et physiologie des sociétés animales (Cours à la faculté des Sciences de Paris, 1950, in *Bull. de Psychol.* 4e année, n° 3).

1948. Gunn et coll. : Behaviour of the desert Locust *(Schistocerca gregaria)* in Kenya in relation to Aircraft Spraying (*Anti-Locust Bull.* N° 3. London 1948).

1934. Harris (W.V.) : Report of the assistant entomologist. (*Ann. Rep. Dep. Agric. Tanganyica* Terr. 1931. Dar el Salam, 1934).

1937. Hundertmark (A.) : Das Formunterscheidungsvermogen der Eiraupen der Nonne *Lymantria monacha* (*Z. F. Vergl. Physiol.* 34, p. 562-82).

1936. Husain et Bhatia : Factors determining the movement of the vermiform larvae (*Ind. Journ. Agric. Sc.* VI, p. III).

1937. Johnston (G.) : Remarks on the experimental and biometrical study of phases (*Proc. 4th internat. Locust conf.*, Cairo, append. 25. 9pp.).

1949. Johnston (H.B.) and Buxton (D.R.) : Field observations on Locusts in Eastern Africa (*Anti-locust bull.* N° 5 London 1949).

1937. Kalmus (H.) : Vorversuche über die Orientierung der Biene im Stock. (*Z. Vergl. Physiol.* 24 : 166-87).

1938. Kalmus (H.) : Ueber die Umstimmung geotaktischer und ahnlicher Reactionem durch Erlebnisse besonders Situationserlebnisse. (*Z. F. Tierpsych.* 1938. P. 72-75).

1937. Kennedy (J.S.) : The hymidity reactions of the African migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides,* gregarious phase (*J. Exp. Biol.* 14 : 187-197).

1939. Kennedy (J.S.) : The behaviour of the desert Locust *(Schistocerca gregaria)* in an outbreak centre (*Trans. R. Entom. Soc.* London. 89 : 385-542).

1945. Kennedy (J.S.) : Observations on the mass migration of desert Locust hoppers (*Trans. R. Ent. Soc. London.* 95 : 247-262).

1951. Kennedy (J.S.) : The migration of the desert Locust *(Schistocerca gregaria).* The behaviour of swarms. A theory of long range migrations. (*Philos. Trans. of the Royal Soc. of London.* N° 625, vol. 235, pp. 163-290. May 1951).

1936. KEY (K.H.L.) : Experimental studies on locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* (*Bull. Entom. Res.* 27 : 399-422).

1942. KEY (K.H.L.) : An analysis of outbreaks of the australian plague locust *(Chortoicetes terminifera* WALK) during the saisons 1937-38 and 1938-39 (*Bull. Coun. Sci. Indus. Res. Aust.* N° 146. 1942).

1950. KEY (K.H.L.) : A critique on the phase theory of Locusts (*The quart. rev. of Biol.* Vol. 25, n° 4, p. 363-407).

1926. KIRITCHENKO : Materials on the ecology and biology of *Calliptamus italicus*, in the steppe zone of Ukraine (In UVAROV).

1914. LAMBORN : The agricultural pests of the Southern Provinces Nigeria. (*Bull. Ent. Res.* V. pt. 3, pp. 197-217).

1939. LEA et WEBB : Field observations on the Red Locust at Lake Rukwa in 1936 and 1937 (*Sci. Bull. Dep. Agric. S. Afr.* Pretoria. N° 189, 81 pp. 1939).

1949. LECOMTE (J.) : L'interattraction chez l'Abeille (*C.R. Acad. Sc.* t. 229. 1949).

1945. LEDOUX (A.) : Etude expérimentale du grégarisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides (*Ann. Soc. Zool. de Fr.* 11e s.).

1928. LEPINEY (J. DE) : Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* au cours des vols (*Rev. Path. Vég.* 15, 82-96).

1933. LEPINEY (J. DE) : Révision sommaire du comportement de *Schistocerca gregaria*, phase *gregaria*, dans les lieux d'habitat temporaire (*V. Congr. Int. Ent.* Paris 1933. 5 (2), 573-584).

1944. LHOSTE (J.) : L'effet de groupe chez *Forficularia auricularia* (*Bull. Zool. de Fr.* LXIX 1944).

1918. LOEB (J.) : Forced movements, tropisms and animal conduct (Philadelphia).

1934. MALLAMAIRE : Etude systématique et biologique des principaux animaux et insectes parasites des plantes cultivées en Côte-d'Ivoire (*Bull. Com. d'Et. Hist. et Sc. de l'A.O.F.* XVII, n° 3, 1934).

1936. MALLAMAIRE : Ennemis animaux des plantes cultivées en Guinée (*Monit. Int. de la prot. des pl.* X, n° 4 1936).

1936. MANCION et ALIBERT : La production du Café au Togo et quelques insectes déprédateurs du Caféier (*Agron. Colon.* Août 1936).

1945. MATHÉE (J.J.) : Biochimical differences between the solitary and gregarious phases locusts and Noctuids (*Bull. Entom. Res.* 36; 343-371. 1945).

1946. MATHÉE (J.J.) : A study of the phases of the Army Worm *(Laphygma exempta)* (*J. Entom. Soc. S. Afr.* 9 : 60-77).

1947. MATHÉE (J.J.) : Phase variation in the lawn caterpillar *(Phodoptera abyssinia* (*J. Entom. Soc. S. Afr.* 10 : 16-23).

1923. MAYNE (R.) : Principaux ennemis du Caféier an Congo belge (*Annales de Gembloux.* XXIX N° 12).

1934. MICHELMORE (A.P.G.) et ALLAN (W.) : Observations on phases of the redwinged locust in Northern Rhodesia (*Bull. Entom. Res.* 25, p. 101-128).

1942. MIEGE (J.) : Extrait des comptes rendus de la première conférence internationale des Africanistes de l'Ouest. Contribution à l'étude des parasites du Cotonnier en Côte-d'Ivoire.

1911. NIKOLSKY : The migratory or Asiatic locust in the Syr-Daria province (in UVAROV) et (in CHOPARD).

1938. PASQUIER (R.) : La lutte rationnelle contre le Criquet marocain en Algérie. (*C. R. 5 th Conf. Inter. Rech. Antiacrid.* Bruxelles).

1934. PASQUIER (R.) : Contribution à l'étude du Criquet marocain *(Dociostaurus maroccanus)* en Afrique mineure. (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 25 : 167-200).

1913. PEACOCK (A. D.) : Entomological pests and problems of Southern Nigeria (*Bull. Ent. Res.* Pt 3, 1913).

1945. PESSON (P.) : Agrégation de femelles hivernantes de *Orthezia urticae* (*Bull. Soc. Ent. Fr.* n° 5. 1945).

1943. PRECHT (H.) : Der Taxisproblem in der Zoologie (*Z. Wiss. Zool.* 156).

1929. Rabaud : Phénomène social et sociétés animales (*Bull. Biol.* T : LXII).

1951. Rainey et Waloff : Field studies on factors affecting the displacements of Desert Locust swarms in eastern Africa (*Anti-Locust bull.* N° 9, London).

1954. Remaudière (G.) : Etude écologique de *Locusta migratoria migratorioides* Rch et Frm *(Orth. Acrididae)* dans la zone d'inondation du Niger en 1950. (*Locusta* 2; Rev. du Comité Intern. prov. Prévention Acridienne au Soudan français. 1954).

1950. Risbec : La faune entomologique des cultures au Sénégal et au Soudan français. (Paris).

1935. Rubtzov (I. A.) : Phase variation in non swarming grasshoppers-(*Bull. Entom. Res.* 26 : 499-520).

1935. Russell : In note Chauvin et Lecomte (*Bull. Psycho.* 8 mai 1952).

1931. Schulz (W.) : Die Orientierung der Ruckenschwimmer zum Licht und Zur Strömung (*Z. Vergl. Physiol.* 14. 392-404).

1913. Siyazov (M.) : On the biology of the Moroccan locust (*Turkestan. Sel. Khoz.* 1913).

1920. Uvarov : Locusts and grasshoppers (London).

1936. Uvarov and Hamilton : Phase variation and rate of development in the African migratory locust *(Locusta migratoria)* (*Bull. Ent. Res.* 27 : 87-90).

1921. Vayssière (P.) : La lutte contre le Criquet marocain *(Dociostaurus maroccanus)* en Crau en 1920 (*Ann. Epiphyt.* 117-177).

1939. Vayssière et Lepesme (P.) : Observations sur le Criquet pèlerin *(Schistocerca gregaria)* au laboratoire central de biologie acridienne du 1er mai 1935 au 1er mai 1938 (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr.* N. 30 : 44-61).

1948. Vilardebo (A.) : Un ennemi important des cultures tropicales, *Zonocerus variegatus* (*Fruits d'Outre-Mer.* Vol. 3, n° 9, 1948).

1949. Vilardebo (A.) : Sur le thermopreferendum des insectes. III. Thermoactographie chez *Gryllus domesticus* (*Phys. comp. et écol.* T. II. 1949).

1942. Volkonsky (M.) : Observations sur le comportement du Criquet pèlerin dans le Sahara algéro-nigérien (*Arch. Inst. Pasteur Alg.* 20 : 236-248).

1954. Vuillaume (M.) (1) : Etude du cycle de développement du *Zonocerus variegatus Fruits.* Vol. 9, n° 4, 1954).

1954. Vuillaume (M.) (2) : Etude de quelques tropismes du *Z.v.* (*Fruits.* Vol. 9, n° 6, 1954).

1953. Vuillaume (M.) (3) : Chimiotropisme. Préférences alimentaires du *Z.v.* (*Rev. Path. vég. Entom. agric. Fr.* T. XXXII, n° 3, 1953).

1954. Vuillaume (M.) (4) : Etude de l'activité du *Z.v. (Fruits.* Vol. 9, n° 11).

1954. Vuillaume (M.) (5) : Etude de l'effet de groupe chez *Z.v.* Sous presse *(Vie et Milieu).*

1940. Waloff (Z. V.) : The distribution and migrations of Locusta in Europe (*Bull. Entom. Res.* 31 : 211-246).

1913. Woodsedaleck (J.) : The reaction of certain *Dermestidæ* to light in different period of their life history (*J. of Animal Behaviour* III, 1913, p. 61-64).

1934. Zimin : On the biology and ecology of *Calliptamus italicus, Acrididæ* of central Asia (*Cent. As. Inst. Plant. Prot. Tashkent.* 82-112).

1929. Zolotarevsky (B.N.) : Note préliminaire sur les vols de sauterelles à Madagascar (*Rev. Path. Veg.* 16 : 128-131).

1930. Zolotarevsky (B. N.) : Le Criquet *(Locusta migratoria capito)* à Madagascar (*Ann. Epiph. Paris* 15 : 185-236).

1934. Zolotarevsky, De Lepiney, Dupont : Note préliminaire sur *Schistocercagregaria* dans le Soudan français oriental (*Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 25 : 206-213).

PUBLICATIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

BIOLOGIE ANIMALE

I.

PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

BULLETIN ANALYTIQUE

Deuxième partie mensuelle.

Sciences biologiques. Agriculture. Industries alimentaires.

Abonnement annuel :

France	5.000 fr.
Étranger	6.000 —

Abonnement aux tirages à part (suivant section) :

France	875/2.750 fr.
Étranger	1.125/3.125 fr.

Vente : Centre de documentation du Centre national de la recherche scientifique, 16, rue Pierre-Curie, Paris (V^e^).
C.C.P. Paris 9131-62. Tél. Danton 87-20.

ANNALES DE LA NUTRITION ET DE L'ALIMENTATION.

Publication bimestrielle.

Abonnement annuel :

France	1.600 fr.
Étranger	2.000 —

ARCHIVES DES SCIENCES PHYSIOLOGIQUES.

Publication trimestrielle.

Abonnement annuel :

France	1.600 fr.
Étranger	2.000 —

Vente : Service des publications du Centre national de la recherche scientifique, 45, rue d'Ulm, Paris (V^e^).
C.C.P. Paris 9061-11. Tél. Odéon 81-95.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Publication trimestrielle.

Abonnement annuel :

France	4.000 fr
Étranger	4.500 —

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac Paris (VIe).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C.N.R.S.

Publication trimestrielle.

Abonnement annuel :

France	1.200 fr.
Étranger	1.500 —

Vente : Laboratoire de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue (Seine-et-Oise).

NOTES BIOSPÉOLOGIQUES

Un tome annuel, comprenant deux fascicules.

Abonnement annuel :

France	700 fr.
Étranger	1.000 —

Vente par fascicule :

France	400 fr.
Étranger	500 —

Vente : Service des publications du Centre national de la recherche scientifique 45, rue d'Ulm, Paris (VIe).
C.C.P. Paris 9061-11. Tél. Odéon 81-95.

II

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

L'HÉRITIER

Les méthodes statistiques dans l'expérimentation biologique ..... 400 fr.

SERVIGNE. GUÉRIN DE MONTGAREUIL. PINTA.

Fractionnement chromatographique et dosage de la vitamine A... 350 fr.

La production du lait.

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.350 —

La production de la viande.

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.350 —

Techniques analytiques physiques et chimiques du lait.

FRANCE ..... 250 fr.
ÉTRANGER ..... 300 —

Nutrition et fonction de reproduction.

FRANCE ..... 600 fr.
ÉTRANGER ..... 600 —

Physiologie, pathologie, chimie et cytologie des foies gras.

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.350 —

La volaille et l'œuf..... 1.650 fr.

III

COLLOQUES INTERNATIONAUX

VIII. **Unités biologiques douées de continuité génétique.** 1.000 fr.
XXXII. **Mécanisme physiologie de la sécrétion lactée**..... 1.200 fr.
XXXIV. **Structure et physiologie des sociétés animales**... 2.500 fr.

IV

COLLOQUES NATIONAUX

6. **Équilibre hydrominéral de l'organisme et sa régulation**.... 700 fr.
11. **La structure chimique des protéines** ..... 500 fr.

V

LES LABORATOIRES DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Le service de la carte phytogéographique ..... *En préparation.*

VENTE : Service des publications du Centre national de la recherche scientifique, 45, rue d'Ulm, PARIS (VIe).
C.C.P. PARIS 9061-11. Tél. ODÉON 81-95.

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT PASTEUR

BALACHOWSKY (A. S.). — Les Cochenilles paléarctiques de la tribu des *Diaspidini*.

(Mém. Sc. I. P., Paris 1954; 1 vol. 450 p., 108 pl. hors texte). Prix : 6.000 francs.

IMPRIMERIE NOUVELLE, Paris — 14-1955 *Le Gérant :* LE FRANÇOIS
LIBRAIRIE LE FRANÇOIS, Paris (C. O. L. 15-0217). — Dépôt légal : 1955/2e ; N° 117 P.